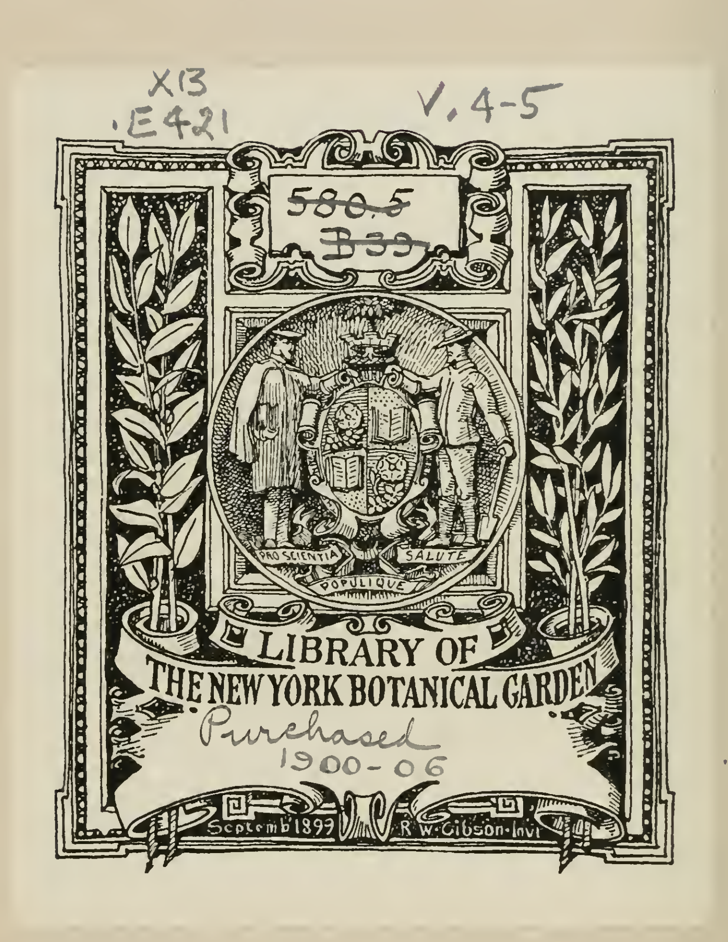



XB
.E421
V. 4-5
580.5
B33
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1900-06
Septemb 1899
R. W. Gibson. Invt









Beiträge

zur

Wissenschaftlichen Botanik.

HERAUSGEGEBEN

von

Prof. Dr. M. Fünfstück.

BAND IV.

Mit 8 Tafeln und 153 Abbildungen im Text.

STUTTGART.
A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann).
1901.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Inhalt des IV. Bandes.



Beiträge

zur

Wissenschaftlichen Botanik.

HERAUSGEGEBEN

von

Prof. Dr. **M. Fünfstück.**

BAND IV.

ABTEILUNG I.

Mit 8 Tafeln und 153 Abbildungen im Text.

STUTTGART.
A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann).
1900.

. . r.

Mitteilung an die Autoren. Das Honorar beträgt M. 20.— pro Druckbogen. Die Zahlung der Honorare erfolgt 4 Wochen nach Erscheinen. Für Dissertationen, Abhandlungen, denen mehr als 2 Tafeln oder entsprechend viele Textbilder beizugeben sind und für Publikationen, von denen mehr als 120 Separatabdrücke an den Autor geliefert werden, wird kein Honorar gewährt. Bei Dissertationen hat der Autor die Kosten für Herstellung der Illustrationen auf Tafeln und im Text zu tragen.

Dem Autor werden 20 Sonderabdrücke gratis zur Verfügung gestellt. Weiteren Bedarf, sofern solcher bei der ersten Korrektur bestellt wird, liefert die Verlagshandlung zum Selbstkostenpreis mit 10 Prozent Aufschlag für Besorgungsspesen. Preisofferte steht, sobald Schriftsatz und Lithographie der Tafeln fertig sind, auf Wunsch vor der Bestellung zu Diensten.

Manuskripte und Korrekturensendungen sind an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. M. Fünfstück in Stuttgart, Kernerstr. 29, geschäftliche Mitteilungen etc. an die unterzeichnete Verlagshandlung zu richten.

A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann),
Stuttgart, Alleenstrasse 32.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Untersuchungen über die Entwickelung der Haare bei den Pflanzen

von

Wilhelm Hirsch.

1. Geschichtlicher Teil.

Wenn man sich in der Litteratur, die über Pflanzenhaare vorliegt, unterrichten will, so muss man sehr weit zurückgehen, um die ersten einschlägigen Arbeiten kennen zu lernen. Zur Orientierung genügen indessen die Referate, welche späteren Veröffentlichungen beigegeben sind.

Einen ziemlich vollständigen Litteraturnachweis giebt z. B. A. Weiss in seiner Abhandlung: „Die Pflanzenhaare, Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung derselben, Berlin 1867."

Hiernach datieren die ersten näheren Untersuchungen darüber aus dem Jahre 1665. Sie finden sich in: R. Hooker, Micrographia, London 1665.

Auf diese folgt eine Reihe von grösseren Werken und gelegentlichen Bemerkungen über Pflanzenhaare; aber die Verfasser[1]

[1] Guettard, Sur les corps glanduleux des plantes, leurs filets ou poils, et les matières, qui en sortent. — Mémoires de l'académie royale des sciences, année 1745, Paris 1749.

Schrank, F. v., Von den Nebengefässen der Pflanzen und ihrem Nutzen. 3 Abhandlungen 1789—1792, Halle 1794.

De Candolle, A. P., Organographie végétale, Paris 1827.

Meyen, F. J. F., Über die Sekretionsorgane der Pflanzen. Gekrönte Preisschrift, Berlin 1837.

Meyen, F. J. F., Neues System der Pflanzenphysiologie, 3 Bde., Berlin 1837—1839.

Unger, F., Grundlinien der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Wien 1866.

der betreffenden Arbeiten geben bloss mehr oder weniger gute Abbildungen der gesehenen Formen und beschreiben dieselben. Von Entwickelungsgeschichte ist so gut wie garnicht die Rede; es herrscht fast vollständige Unkenntnis über die Entstehung und Entwickelung der Pflanzenhaare, bis Weiss in der oben erwähnten Arbeit diese Frage in Angriff nahm und zur Lösung derselben einen wichtigen Beitrag lieferte. Dieser Arbeit schliessen sich zahlreiche andere an. Bevor ich jedoch näher auf dieselben eingehe, will ich einige Bemerkungen über die genannte Arbeit von Weiss voranstellen.

Da sich meine Untersuchungen nicht auf die mannigfachen Vorgänge erstreckten, die sich im Innern der Zelle vor, während und nach der Teilung vollziehen, so habe ich keine Veranlassung, die Angaben zu besprechen, die der Verfasser über Zellbildung macht; seine Anschauungen über Plasmaströmung, Beteiligung des Kernes am Teilungsvorgange sind überdies heute nicht mehr als zutreffend zu erachten. Das Wachstum der Haare betreffend, hebt Weiss dagegen ganz richtig hervor, dass das Haar entweder nur an seiner Spitze oder nur an seinem Grunde oder aber an allen Teilen neue Zellen zu erzeugen vermag; er hat mit dieser Angabe das akropetale, basipetale und interkalare Wachstum bei den Haaren festgestellt. Untersucht man jedoch die Beispiele, die er in seinem speziellen Teil anführt, etwas genauer, so überzeugt man sich, dass seine Angaben[1] hin und wieder durchaus nicht mit der Wirklichkeit übereinstimmen, dass oft das Umgekehrte dessen zutrifft, was von Weiss angeblich beobachtet wurde.

Es ist allerdings zuzugeben, dass man sich in schwierigeren Fällen leicht täuschen kann; deshalb habe ich, um sicher zu gehen, die Untersuchungen, wo sich Unterschiede in den gewonnenen Resultaten ergaben, zwei- drei-, ja bei manchen Objekten mehreremale wiederholt und zwar in gewissen Zeitabständen, um die bei anderen Untersuchungen gesammelten Erfahrungen dabei zu verwerten — ich kam immer wieder zu dem Ergebnis, dass manche Beobachtungen von Weiss mit den Thatsachen in Widerspruch stehen.

Über die Begriffe „akropetales und basipetales Wachstum“ kann wohl keine Verschiedenheit der Auffassung bestehen. Was

[1] Ich werde immer bei den Beispielen, die meinen Untersuchungen zu Grunde liegen, angeben, wo die Beobachtungen von Weiss mit den meinigen nicht übereinstimmen.

das „interkalare Wachstum“ betrifft, so nenne ich interkalare Wände solche, die zwischen zwei älteren Wänden neu eingeschoben werden; diese Bemerkung ist hier notwendig, weil auch in diesem Punkte zwischen den Beobachtungen von Weiss und den meinigen sich Differenzen ergaben.

Den Begriff des interkalaren Wachstums für Pflanzenhaare bis zu der Annahme auszudehnen, dass „das Haar an allen Teilen neue Zellen zu erzeugen vermag,“ scheint mir nach meinen Untersuchungen anfechtbar; jedenfalls sind mir solche Fälle nicht begegnet. Soweit ich interkalare Teilungen beobachten konnte — nebenbei bemerkt, finden sich diese im Vergleich zu basipetalem und akropetalem Wachstum sehr selten — beschränkten sich dieselben auf bestimmte Zonen des Haares, ich finde kein einziges Beispiel in meinem untersuchten Material, wo ich behaupten könnte, dass sich das Haar von der Basis bis zum Scheitel in fortwährender Teilung befände. Welche Umstände Weiss zu diesen Ungenauigkeiten geführt haben, mag hier unerörtert bleiben. Soweit ich die Dinge beurteilen kann, scheint mir namentlich der mangelnde Vergleich zwischen den successiven Entwickelungsstadien in Betracht zu kommen. Da es in vielen Fällen wenig Anhaltspunkte für die Art der Entwickelung giebt, so ist es oft sehr schwierig, zu einem wirklich sicheren Resultate zu kommen; nur die Vergleichung ganz junger, mittlerer und alter Stadien kann nach meiner Meinung den Beobachter zu einem klaren Urteil führen. Untersucht man Haare an Laubblättern, so muss man von diesen die jüngsten wählen, die man überhaupt an dem Sprosse finden kann. Für die Vergleichung ist es am besten, die Blätter vom Sprossscheitel bis zu dem Teil der Achse abzulösen, wo dieselben eben völlig ausgewachsen sind, und unter dem Mikroskop die einzelnen Stadien zu betrachten. In den meisten Fällen wird man dann die ganze Entwickelungsgeschichte studieren können; es ist dabei von grossem Vorteil für den Beobachter, soviel Bilder wie möglich zu Gesicht zu bekommen, da ihm dadurch die Kritik der Einzelbeobachtungen erheblich erleichtert wird. Schwierigkeiten für die Untersuchung finden sich genug; man hat manchmal Haare vor sich, wo für die Beurteilung des Wachstums nichts weiter vorhanden ist als die Dicke der Querwände. Ganz besonders erschwerend ist häufig der Umstand, dass die Haare schon sehr früh fertig ausgebildet sind, und die Stärke der Quer-

wände dann sehr wenig Unterschiede bietet. Am schlimmsten ist es, wenn das Haar überhaupt nur ein- oder zweimal geteilt wird.

Von vornherein habe ich die einzelligen Trichome von meinen Untersuchungen über das Wachstum der Haare ausgeschlossen.

Ich habe diese technischen Dinge gleich hier bei der Arbeit von Weiss zur Sprache gebracht, weil es mir der geeignetste Ort dafür schien; vielleicht finde ich Gelegenheit, bei ein- oder dem anderen Objekt auf Einzeldinge zurückzukommen. Ich fahre jetzt fort, die weiteren Arbeiten zu besprechen.

J. Rauter, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. (Botanisches Laboratorium der Universität, Graz 1870.)

Der Verfasser gebraucht das Wort „Entwicklungsgeschichte" in einem anderen Sinne, als ich es in dieser Abhandlung angewendet habe. Er macht wohl einige Angaben über den Aufbau einzelner Haare, indem er sich dabei zuweilen nur auf die Beobachtungen von Weiss stützt; das Hauptsächlichste ist ihm aber die Entwickelung der Haarmutterzelle. Der Verfasser will zeigen, zu welchen mannigfachen Formen dieselbe im Laufe der Entwickelungszeit auswachsen kann. Da die Haarmutterzellen nicht nur in der Epidermis sondern auch in den tieferen Gewebeschichten liegen können, so berücksichtigt der Verfasser auch die Emergenzen und Stacheln; seine Untersuchungen in dieser Hinsicht laufen schliesslich in eine Übersicht der morphologischen Grundtypen der Trichome aus. An diese Arbeit schliessen sich in rascher Folge Abhandlungen an, die eigentlich nicht die Trichome entwickelungsgeschichtlich behandeln, sondern in welchen die Autoren den Entwickelungsherd weniger der Trichome als der Emergenzen (Stacheln und Dornen) untersucht haben, um dabei die Frage zu entscheiden, ob nur die Epidermis oder auch die tieferen Schichten an dem Aufbau und der Entwickelung der Gebilde teilnehmen. Da sich meine Untersuchungen nicht auf dieses Gebiet erstreckten, begnüge ich mich, diese Arbeiten zu zitieren:

O. Uhlworm, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Trichome mit besonderer Berücksichtigung der Stacheln. Botanische Zeitung Halle 1873.

E. Warming, Om Forskjellen mellem Trichomer og Epiblastemer af höjere Rang. Kjöbenhavn 1873. Separatabdruck aus Videnskab. Meddelels. 1872. Dänisch mit französischem Résumé, referiert in d. Botanischen Zeitung 1873.

S. Suckow, Vortrag über das Verhältnis der Pflanzenstacheln zu Haaren und Dornen. Sitzungsberichte der botanischen Sektion der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur 1873, referiert in der Botanischen Zeitung 1874.

C. Delbrouck, Über Stacheln und Dornen. Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde in Bonn 1873.

C. Delbrouck, Die Pflanzenstacheln. Botanische Abhandlungen aus dem Gebiete der Morphologie und Physiologie, herausgegeben von J. Hanstein, Band II, Heft IV.

Unter den vielen Arbeiten, die aufzuzählen nicht der Mühe lohnt, da sie meist nichts Neues bringen oder nicht in den Rahmen dieser Abhandlung passen, möchte ich nur noch eine anführen:

E. Warming, Die Blüte der Kompositen. Botanische Abhandlungen aus dem Gebiete der Morphologie und Physiologie, herausgegeben von J. Hanstein, III. Bd., 1876.

In dieser Schrift behandelt der Verfasser die Bildung und Entwickelung der Pappuskörper an Kompositen. Nach meiner Ansicht giebt diese Abhandlung ein vortreffliches Bild von dem Aufbau dieser Gebilde. Für mich war dieselbe besonders dadurch interessant, dass ich in ihr den gleichen Aufbau der Pappuskörper fand, wie ich ihn, bevor ich die Untersuchungen des Verfassers kennen lernte, an den Haaren der Laubblätter der von Warming untersuchten Kompositen konstatiert hatte. An den tadellos gezeichneten Figuren sieht man, wie die Gebilde entstehen und schliesslich zum fertig ausgebildeten Pappus werden.

2. Allgemeiner Teil.

Nachdem ich einen kurzen Überblick über die für meine Untersuchungen in Frage kommende Litteratur gegeben habe, will ich zum besseren Verständnis der Dinge noch einige allgemeine Bemerkungen hinzufügen, ehe ich auf die speziellen Untersuchungen eingehe.

Wenn wir Wachstums- und Entwickelungsvorgänge studieren wollen, so ist es selbstverständlich, dass wir erst die Formen kennen lernen, welche die zu untersuchenden Gebilde zeigen.

Die Natur hat in der Bildung der Trichome nicht gespart,

vielmehr ist der Reichtum an Variationen so gross, dass es schwer hält, einen umfassenden Überblick davon zu gewinnen. Sie hat sich auch nicht begnügt, den einzelnen Organen der Pflanze die eine oder die andere Form zu geben, sondern auch in der Verteilung auf Blätter-, Blüten- und Stengelorgane die grösste Verschiedenheit zum Ausdruck gebracht. Oft finden wir nur eine Form vertreten, in vielen anderen Fällen kann man aber 2—6 und mehr Formen an einem und demselben Pflanzenteil beobachten, so dass es häufig nicht leicht ist, die Jugendstadien derselben auseinander zu halten. In diesem Reichtum der Gestaltungen liegt die grosse Schwierigkeit, eine Übersicht oder eine naturgemässe Einteilung zu geben. Die Autoren, welche die verschiedenen Formen beschrieben haben, bemühen sich, jeder nach seiner Anschauung, Grundtypen für eine systematische Anordnung aufzustellen; Versuche in dieser Richtung haben wir in grosser Zahl. Sehr brauchbar für eine morphologische Orientierung scheint mir die Anordnung, die Rauter in seiner oben schon zitierten Abhandlung gegeben hat; an der Hand seiner Einteilung glaube ich am leichtesten die Art und Weise des Wachstums zur Anschauung bringen zu können. —

Rauter geht von solchen Trichomen aus, „die wenigstens auf einer gewissen Entwickelungsstufe nur aus einer einfachen Zellreihe bestehen."

Diese Reihen sind von sehr wechselnder Zahl der Elemente. Zunächst würden hier die einzelligen Gebilde zu erwähnen sein; ihre Form und Gestalt ist ausserordentlich mannigfaltig; in der Grösse differieren sie derart, dass wir neben kurzen Ausstülpungen einer Oberhautzelle (Borsten, Keulenhaare) Zellfäden von bedeutender Ausdehnung begegnen, wie sie uns namentlich die einzelligen Woll- und Filzhaare verschiedener Pflanzen zeigen (z. B. Alchemilla, Cynoglossum, Potentilla). Es ist hier nicht der Ort dazu, alle diese Formen zu beschreiben; will man dieselben kennen lernen, so findet man in den zitierten morphologischen Werken Abbildungen genug. Was das Wachstum und die Entwickelung derselben anbetrifft, so habe ich schon vorhin erwähnt, dass ich diese Trichome nicht untersucht habe. Das Gleiche trifft für diejenigen einzelligen Haare zu, an deren freier Aussenwandung zwei oder mehrere Punkte mit gesteigertem Flächenwachstum auftreten, so dass auf diese Weise verzweigte Formen entstehen, deren ganzes Verästelungssystem von

einem kontinuirlichen Lumen durchzogen ist; auch diese habe ich von meinen Untersuchungen ausgeschlossen.

Je zahlreicher Querwände angelegt werden, desto sicherer wird das Urteil über die Entwickelung der betreffenden Trichome. Auf Grund von Anordnung und Ausbildung der Zellglieder lassen sich nach Rauter folgende Typen aufstellen:

1. Die eigentlichen Fadenhaare, „deren übereinander gestellte Zellelemente von cylindrischer Gestalt sind."

Als Beispiel hierfür giebt Rauter den Filzüberzug vieler Pflanzen an; einen Filz bilden aber auch sehr viele Haare, die den genannten morphologisch oft sehr unähnlich sind. Beschränken wir zunächst den Begriff „Filzhaare" auf die mehrfach geteilten Wollhaare, die sich an den jungen Blattknospen befinden (z. B. bei vielen Centaurea-Arten, Pyrethrum, Eupatorium, Veronica), so habe ich konstatiert, dass bei diesen allein basipetales Wachstum vorkommt. Im speziellen Teile wird man Beispiele der Entwickelung finden; hinzufügen will ich nur noch, dass man den Begriff der Fadenhaare in dem Sinne, dass alle Elemente von gleicher cylindrischer Gestalt sind, für die angeführten Beispiele nicht zu streng nehmen darf; in jugendlichen Stadien sind die Glieder wohl ziemlich gleichförmig; bei ausgebildeten ist die Endzelle in der Grösse oft allen übrigen weit voraus, auch ist für dieselbe eine mehr oder minder gut ausgebildete Zuspitzung charakteristisch. Besser kommt die Gleichmässigkeit der Form bei den Wollhaaren zur Geltung, die den Pflanzen das zottige Aussehen geben (z. B. Ononis hircina). Ist auch die Endzelle ein wenig zugeschärft, so zeigen doch die Zellen des Haares eine genügende Gleichmässigkeit, um in diese Abteilung eingereiht zu werden. Die Anlage dieser Trichome scheint auch basipetal vor sich zu gehen, wenigstens zeigte dies das oben genannte Beispiel.

Typische Fadenhaare findet man erst dort, wo das akropetale Wachstum die Ausbildung des Haares vollzieht. Hier erhält man Zellreihen, wo ein Element dem anderen völlig gleicht. Als Beispiele mögen hierfür die Haare auf Digitalis purpurea, Lysimachia punctata, Veronica hederifolia, Salvia Bertolinii, S. Sclarea, Teucrium Scorodonia dienen. Besonders schön zeigen es die drei ersten; bei den übrigen kommt wieder eine

gewisse Formveränderung der Scheitelzelle zur Geltung, doch ist dieselbe gering im Vergleich zu anderen Fällen.

2. Die Rosenkranzhaare.

Mit diesem Namen werden solche Trichome bezeichnet, deren Zellen perlschnurartig aufeinander gereiht sind, wie es die Staubfadenhaare von Tradescantia virginica, die Haare in dem Perigon von Aristolochia Clematitis, ebenso die auf der Oberseite der Blüte von Cucurbita Pepo und auf den Blättern von Datura sanguinea befindlichen zeigen.

Alle diese Haare wachsen streng akropetal; da dieselben schon oft beschrieben und abgebildet worden sind, so habe ich keine Veranlassung, dasselbe nochmals zu thun. Nur einige Bemerkungen seien mir erlaubt. Was zunächst die Staubfadenhaare von Tradescantia virginica anbetrifft, so muss die Angabe von Weiss, dass interkalare Teilungen vorkämen, mit Vorsicht aufgenommen werden. Ich habe niemals etwas davon sehen können. Die Regel ist entschieden strenges Spitzenwachstum; da die Haare sehr rasch wachsen, so wäre es ja möglich, dass ausnahmsweise interkalar Wände eingesetzt werden. Etwas Besonderes ist die eigentümliche Verzweigung, die bei diesen Haaren gar nicht selten vorkommt und die, wie ich glaube, noch nicht beschrieben worden ist. Man sieht an den verschiedensten Punkten des Trichomes, dass die Zelle, bei der eine Verzweigung eintreten soll, sich einseitig auswölbt. Die Ausbauchung nimmt an Umfang immer weiter zu; durch eine Querwand wird schliesslich eine Zelle abgeschnürt, die durch akropetales Wachstum nach und nach zu einem Seitenzweige wird; dieses Bild erhält man sehr häufig. Manchmal wächst die Verzweigungsmutterzelle nach zwei und mehr Seiten aus; dadurch bilden sich mehrere Seitenäste, die sich wiederum verzweigen können. Diese weitere Ausbildung zählt aber zu den Seltenheiten, ich habe sie nur wenigemale zu Gesicht bekommen. Die Verästelung, wie ich sie in den obigen Zeilen beschrieben habe, vollzieht sich erst in älteren Stadien; junge Trichome zeigen sie noch nicht.

Was die Haare anbetrifft, die auf der Oberseite der Blumenblätter von Cucurbita Pepo sich befinden, so möchte ich dabei einen Fehler in der Beobachtung von Weiss berichtigen. Dieser Autor giebt an, dass in der Endzelle der Trichome eine Wand vor-

handen sei, die senkrecht zur Wachstumsrichtung stehe. Ich habe diese Wand nicht finden können; nach meinen Untersuchungen ist dieselbe aber auch gar nicht vorhanden. Das, was Weiss für eine Längswand hält, die senkrecht auf der Querwand stehen soll, kann nur nach oberflächlicher Beobachtung als solche gedeutet werden; eine nähere Untersuchung zeigt, dass die nächste Zelle, wurmförmig sich biegend, an die benachbarte anschliesst.

3. Konische Gliederhaare.

Hierher gehören nach Rauter die Haarbildungen, welche die Form eines schlanken Kegels haben mit mehr oder minder scharf zugespitzter Endzelle. — Nach dem, was ich oben über die Fadenhaare gesagt und später bei der folgenden Form mitteilen werde, erscheint mir jedoch die Aufstellung der „konischen Gliederhaare“ überflüssig. Ich will daher nicht weiter mich dabei aufhalten, sondern gleich auf

4. die Knoten- und Knöchelhaare zu sprechen kommen, die ausserordentlich häufig an den verschiedensten Pflanzen vorkommen und vielfach den filzigen Überzug bilden. Sie sind dadurch ausgezeichnet, dass die Aussenwand ober- und unterhalb der Querwände gelenkartig aufgetrieben wird. Ein charakteristisches Beispiel sind hierfür die Haare von Kompositen wie Aster, Centaurea u. a. Bei vielen Labiaten sind sie ebenfalls häufig, bilden aber hier nicht einen Filz, sondern eine einfache Behaarung der Blätter und Stengelorgane.

Prinzipiell bedeutungsvoll und daher besonders hervorzuheben ist, dass diese Formen durchaus nicht von einem und demselben Wachstumsmodus beherrscht werden, sondern dass bei ihnen akropetales und basipetales Wachstum vorkommen kann. Besonders interessant ist es, dass man bei Pflanzen, die systematisch derselben Familie angehören, — ich habe im Laufe der Untersuchung mein Augenmerk speziell auf die Labiaten gerichtet — diese Verschiedenheit des Wachstums ausgeprägt findet.

Als ich diese Arbeit begann und zuerst zur Orientierung einen raschen Überblick gewinnen wollte, glaubte ich, da ich nur die alten Stadien betrachtete, es herrsche überall die gleiche Entwickelung: erst eine tiefere Einsicht und eine gründliche Musterung befreite mich von diesem Irrtum. Gerade an diesen Objekten habe ich er-

kannt, wie nötig es ist, bei der Entwickelungsgeschichte der Trichome alle Stadien von der Ausstülpung der Epidermiszelle bis zum ausgebildeten Haare durchzumustern, und dass nur eine Vergleichung derselben ein richtiges Bild abgeben kann.

Mir war es nur möglich, eine beschränkte Zahl von Labiaten anzusehen, darum kann ich nur einige Beispiele anführen. Basipetales Wachstum herrscht bei Lamium, Origanum, Stachys, Betonica —; akropetale Folge der Wände zeigen die Knotenhaare von Salvia-, Leonurus-, Ajuga- und Monarda-Arten. Bei vielen von diesen Knöchelhaaren akro-wie basipetaler Entwickelung stellt sich im Alter eine mehr oder minder starke Bewarzung ein; bei dem Wachstum, das von der Basis ausgeht, wo also die obersten Zellen die ältesten sind, trat auch die Bewarzung hier zuerst auf, war da am stärksten und nahm nach der Basis zu immer mehr ab.

Eigentümlich und nicht recht verständlich ist es, dass die Warzenbildung bei akropetalem Wachstum in derselben Weise vorsichzugehen scheint; etwas Genaues darüber auszusagen, bin ich jedoch nicht in der Lage. Im speziellen Teile werde ich für jeden Wachstumsmodus typische Beispiele angeben.

An die einfachen Zellreihen schliessen sich solche an, die auf sehr mannigfaltige Weise verzweigt sein können; einzelne Zellen der Reihe stülpen sich seitlich aus und bilden Äste, die sich wiederum verzweigen können.

Alle diese Formen stellt Rauter in den Typus:

5. Der baumartig verzweigten Gebilde.

Von diesen Formen habe ich die Haare kennen gelernt, die sich auf den Blättern und Stengeln von Verbascum Thapsus finden. A. Weiss hat dieselben Haare untersucht; eine so starke Verzweigung, wie er sie in seinen Tafeln abbildet, habe ich indessen nie beobachten können. Bestätigen kann ich, dass die Haare basipetal wachsen, wie er es angegeben hat. Wie dieses Wachstum im speziellen sich vollzieht, werde ich später angeben.

Als Beispiel für verzweigte Trichome wären ferner die verästelten Staubfadenhaare von Tradescantia virginica zu nennen. Verästelte Trichome finden sich weiter an dem Grunde der Staubfäden und am Fruchtknoten von Nicandra physaloides.

Diesen verzweigten Haaren sehen sehr ähnlich diejenigen, die sich auf der Blumenblattoberseite von Cucurbita Pepo finden. Was das Wachstum betrifft, so konnte bei Nicandra physaloides das akropetale festgestellt werden, bei Cucurbita Pepo scheint basipetales vorzuliegen.

In den Typen 1—5 haben sich die einzelnen Elemente der Zellreihen nicht allzusehr in der Form und Ausbildung unterschieden. Gehen wir weiter in der Besprechung der Trichome, so wären jetzt solche Zellfäden zu nennen, deren Endzelle eine besondere Gestalt erhält. Der Formenreichtum, den die besondere Gestaltung der Scheitelzelle herbeiführt, ist wieder sehr gross. Entweder schwillt die Endzelle zu einem mehr oder minder kugelförmigen Gebilde an; solche Formen sind bekannt unter dem Namen:

6. Köpfchenhaare.

Sie können wieder verschiedenes Aussehen haben. Bei der Untersuchung findet man solche, wo das Köpfchen einzellig, kugelig ist, — ferner solche, die aus zwei nebeneinander liegenden oder aus vier quadrantisch gestellten Zellen bestehen. Eine weitere Formverschiedenheit erhält man, wenn die Quadranten sich in Oktanten u. s. w. zerlegen. Die Köpfchenzellen können aber ferner in einfacher Schicht oder in mehreren Lagen übereinander liegen. Von den Köpfchenhaaren bildet sich der grösste Teil zu Drüsenhaaren aus. Was das Wachstum der Köpfchenhaare betrifft, so ist das akropetale die Regel. An einem mehr oder minder langen Zellfaden wächst die Endzelle, d. h. die jüngst angelegte, zum Köpfchen aus. Neben dem Spitzenwachstum kommt, wie Weiss schon beobachtet hat und ich durch eigene Untersuchung bestätigen kann, das basipetale vor. Zum Beispiel wachsen die Köpfchenhaare von Geranium phaeum und Cannabis sativa, die Blasenhaare von Chenopodium Bonus Henricus am Grunde.

Als besondere Form des Köpfchens wird von Rauter noch die „Scheibe“ angegeben, welche aus zahlreichen, in einer Ebene radial angeordneten Zellen gebildet wird, die entweder sämtlich den Rand der Scheibe erreichen oder zum Teil nur ihrer inneren Fläche angehören (Scrophularia nodosa).

Nach Rauter haben alle die besprochenen Trichomformen „wenigstens auf einer gewissen Entwickelungsstufe nur aus einer ein-

fachen Zellreihe bestanden." Es giebt aber Haargebilde, „deren Mutterzelle allsogleich in eine Zellfläche oder einen Zellkörper auswächst."

7. Schildhaare von Shepherdia, Eleagnus, Hyppophaë.

Da ich dieselben auf das Wachstum hin nicht untersucht habe, will ich, um die Übersicht vollständig zu machen, den Wachstumsmodus nach Rauter angeben.

„Die Mutterzelle wächst alsogleich scheibenförmig aus, sie teilt sich unter fortwährender Zunahme ihres Umfanges durch Wände, die senkrecht zur Oberfläche des Tragorganes stehen, in eine grosse Anzahl strahlig angeordneter Randzellen, die anfangs nur eine einzige Lage bilden. Sind die Teilungen durch radiale Längswände vollendet, so bilden sich Querwände, welche die Schildmitte mehrschichtig machen; aus der ursprünglichen Zellfläche wird ein Zellkörper".

Nach Rauter schliessen sich hieran

8. Die Pappus-ähnlichen Haare.

„Die Mutterzelle des Trichomes zerfällt, ohne sich vorerst merklich über die Oberfläche des Tragorganes herauszuwölben, durch eine auf diese senkrechte Wand in zwei nebeneinander liegende Tochterzellen; beide fungieren gleichwertig als Scheitelzellen und schneiden durch meist schief zur Längsachse des Haares geneigte Wände je eine Reihe von Gliederzellen ab; das Trichom ist ein System zweier ihrer ganzen Länge nach mit einander verwachsener Zellfäden. Sehr zahlreiche, vorwiegend durch Längswände ausgeführte interkalare Teilungen bilden einen langgestreckten, sich nach obenhin verjüngenden Gewebekörper mit rundem oder elliptischem Querschnitt."

Die Resultate, die ich bei meinen Untersuchungen an den Trichomen von Crepis, Lactuca, Cichorium u. s. w. gewonnen habe, decken sich völlig mit denen, die Rauter und besonders Warming in seiner genannten Arbeit „die Blüte der Kompositen" niedergelegt haben. Wachstum und Entwickelungsgeschichte dieser Trichome findet man dort so ausführlich beschrieben, dass ich mich begnügen kann, darauf hinzuweisen. —

Alles, was von Haaren bis jetzt besprochen worden ist, sind

solche Gebilde, die wenigstens in ihrer frühesten Jugend nur aus einer einzigen Oberhautzelle hervorgehen, welche sich primär bei ihrem Aufbau beteiligt. Es können nun aber sekundäre Bildungen in die Erscheinung treten, d. h. das Stengel- und Blattparenchym kann sich nachträglich beim Aufbaue der Trichome beteiligen — unter diese Modifikation fällt die Bulbusbildung. Der Bulbus wird erst zu der Zeit angelegt, „wo die Haarmutterzelle in ihrer Ausbildung bereits bedeutende Fortschritte gemacht hat, und wo sich das Trichom entweder gar nicht mehr oder nur noch in beschränktem Masse teilt. Bei der Bildung des Bulbus beteiligt sich entweder nur die unmittelbar unter der Oberhaut liegende Gewebeschicht (z. B. Goldfussia, Lamium) — oder es werden ihrer mehrere, gewöhnlich 2—3 in Verwendung gezogen, jedoch stets in der Weise, dass die oberste Schicht weitaus den grössten, die successive tieferen einen immer geringerer werdenden Anteil nehmen“ (Rauter). Was das Wachstum betrifft, so schreitet dieses sowie die Vermehrung der Zellen „sowohl in der zentralen Gewebemasse, als auch in der sie umhüllenden Hautschicht „basipetal“ fort.“

An diese Formen würden sich endlich solche „Trichomgebilde anschliessen, deren Anlage nicht mehr von der Oberhaut ausgeht, sondern wo eine Zellgruppe der unmittelbar unter ihr gelegenen Gewebeschicht die Iniative ergreift, und unter fortwährender Teilung in radialer Richtung auswächst“ — Emergenzen. Die beiden letzteren Vorkommnisse, Bulbusbildung und Emergenzen, seien aber nur der Vollständigkeit wegen erwähnt. Weiter mich darüber zu verbreiten, halte ich mich nicht für zuständig; in den zitierten Arbeiten von Uhlworm, Suckow und Delbrouck kann man über Wachstum und Ausbildung dieser Gebilde das Weitere nachlesen. —

Mit dieser morphologischen Übersicht will ich die allgemeinen Bemerkungen abschliessen. Die folgenden Seiten werden nun die speziellen Untersuchungen über die drei Wachstumsmodi der Haare, den basipetalen, akropetalen und interkalaren darlegen.

3. Spezieller Teil.

Wie an den verschiedenen anderen Organen der Pflanze, kann man auch an den Trichomen Zonen — und zwar hier drei — unterscheiden: die Basis, den Scheitel und den zwischen beiden liegen-

den mittleren Teil. Die Basis ist das organisch untere Ende eines Gliedes, durch welches es mit seinem Muttergliede zusammenhängt, der Scheitel ist das entgegengesetzte freie, obere Ende. Wie nun die Beobachtung lehrt, kann an diesen verschiedenen Zonen das Wachstum der Haare sich vollziehen; nach den Benennungen der Zonen erhält man das basipetale, akropetale und interkalare Wachstum.

Bei dem basipetalen Wachstum geht die Entwickelung des Haares so vor sich, dass Zellwände immer nur am Grunde angelegt werden — demnach befinden sich die älteren Zellwände immer oberhalb der jüngeren, die jüngsten unmittelbar an der Basis. In vielen Fällen ist dieses dadurch sichtbar, dass die oberste (älteste) Zelle die längste ist, je näher man zum Grunde kommt, desto kleiner werden die Zellen, desto schneller folgen die Querwände aufeinander. Ferner sind in den oberen Zellen Längs- und Querwände mehr oder minder stark verdickt, am Grunde dagegen zart und dünn. Der Protoplasmagehalt der terminalen Zellen ist gering im Vergleich zu dem der basalen, der Kern ist mit dem Protoplasma oft ganz aus den älteren Zellen verschwunden, in den unteren dagegen sehr schön zu beobachten.

Bei akropetalem Wachstum werden die Zellwände an der Spitze angelegt, über einer ursprünglich angelegten Wand treten neue succedan auf. Während bei dem basipetalen Wachstum der Vermehrungsherd der Zellen am Grunde sich befand, liegt er hier an der Spitze. Was die Länge der Zellen anbetrifft, so differiert sie in vielen Fällen bei älteren (unteren) und jüngeren (oberen) wenig oder gar nicht. Die Zellen des Trichomes besitzen im ausgewachsenen Zustande alle eine ziemlich gleiche Grösse. Die Stärke der Wände nimmt von unten nach oben ab, der Protoplasmagehalt dagegen zu. Zellkerne, die in den unteren Zellen fehlen, treten in den oberen in voller Schärfe und Klarheit auf.

Interkalar nennen wir das Wachstum dann, wenn zwischen zwei angelegten Wänden neue auftreten. Wie ich schon angegeben habe, findet sich interkalares Wachstum selten, viel seltener jedenfalls wie die beiden ersten Wachstumsarten. Es kann jedoch sowohl bei basipetalem wie bei akropetalem Wachstum nachträglich auftreten; zuweilen ist es an bestimmte Stellen des Haares gebunden, in anderen Fällen tritt es an vielen zerstreut auf. Kennt-

lich ist es daran, dass die neu angelegten Querwände im Gegensatze zu den alten ausserordentlich zart und dünn sind. —

In dem nun folgenden speziellen Teile sollen die drei Wachstumsformen durch einige Beispiele, die aus den verschiedenen Pflanzenfamilien genommen sind, erläutert werden. Den Beginn bildet das basipetale Wachstum, dem sich das akropetale anschliessen wird, schliesslich folgen Untersuchungen, die über das interkalare Wachstum angestellt worden sind.

I. Basipetales Wachstum.

A. Knotenhaare.

a) bei Labiaten, z. B. Lamium album. (Fig. 1—7.)

Auf den Blättern, Stengeln sowie auf den Lippen der Blüte finden sich Haare mit knotigen Verdickungen. Weiss und Rauter haben akropetales Wachstum für dieselben angegeben; nur die Knotenbildung und Streckung des Haares soll von oben nach der

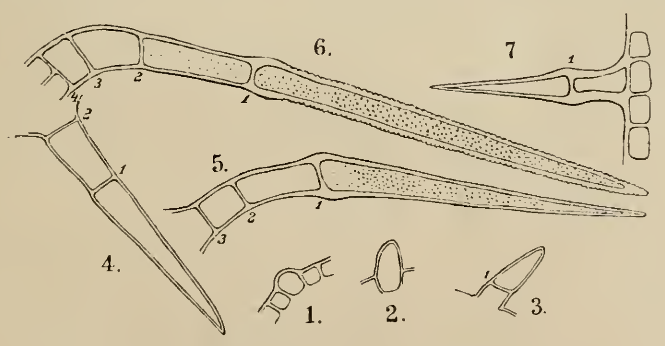


Fig. 1—7. Entwickelung der Haare von Lamium album.

Basis zu sich vollziehen. So oft ich aber diese Haare untersucht habe, konnte ich immer basipetales Wachstum feststellen. Die Beobachtung zeigt, dass, nachdem sich eine Epidermiszelle hervorgewölbt hat, eine Querwand dicht an der Basis angelegt wird.

Das Haar streckt sich bedeutend, darauf bildet sich unter der ersten Wand eine neue; es erfolgt wieder eine Streckung, in einigen Fällen erfolgt dann noch eine Querteilung, meist sieht man aber

nur drei Zellen. (Es giebt jedoch Ausnahmen, ich habe Haare beobachtet, die 5-6zellig waren.)

Nachdem die erste Wand angelegt worden ist, wächst die obere Zelle sehr bald zu einer langen Spitze aus. — Die Scheitelzelle ist und bleibt immer die längste. Wenn das Haar zwei oder drei Querwände erhalten hat, sieht man, dass die oberste (erste) mehr und mehr verdickt wird: dort wo die Querwand an die Längswand stösst, erfolgt eine Verstärkung und ein Herauswölben der Längswand; es entsteht ein Gebilde, wie es Fig. 5 veranschaulicht. Dasselbe erfolgt später an der unteren Querwand; die weiter nach der Basis zu befindlichen Querwände bleiben meist zart und dünn. Am völlig ausgewachsenen Haare sieht man schliesslich eine Bewarzung auftreten, die ebenfalls an der Spitze beginnt und sich allmählich über das ganze Haar erstreckt.

Hinzufügen will ich noch, um Irrtümer zu vermeiden, dass man häufig vollkommen ausgebildete Haare beobachten kann, die nur zweizellig, ja sogar einzellig sind; man erhält z. B. Bilder, wie sie die Fig. 7 zeigt; der Typus ist aber ganz derselbe, wie er oben angegeben wurde.

Ganz dieselbe Ausbildungsweise zeigen die entsprechenden Haare von Lamium maculatum, longiflorum u. a.

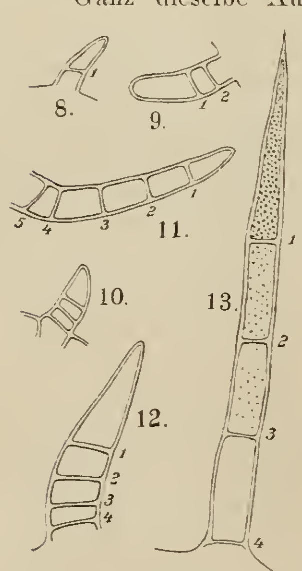


Fig. 8—13. Entwickelung der Haare von Origanum vulgare.

Ähnliche Entwickelung, wenn auch nicht denselben Bau finden wir bei den Haaren von Origanum vulgare. (Fig. 8—13.)

Die erste Wand tritt nicht dicht an der Basis, sondern mehr in der Mitte der entstandenen Ausstülpung auf: es erfolgt nach der Anlage dieser ersten Wand eine geringe Streckung, nach und nach werden vier, fünf, manchmal noch mehr Wände in kurzen Abständen immer nach der Basis zu angelegt. Die Zelle, die die Spitze des Haares bildet, wird wieder die längste, doch ist der Unterschied in der Grösse nicht so auffallend wie bei Lamium. Die Bewarzung erfolgt

schliesslich auch hier wieder in der Weise, dass sie von oben nach unten fortschreitet; meist lässt sie die unterste Zelle davon frei, oder die Bewarzung ist hier schwach im Vergleich zu den oberen Zellen. Die Anlage der Querwände kann man bei diesen Haaren sehr gut verfolgen, ebenso wie die Stärke der Querwände von oben nach unten zu abnimmt.

Als weitere Beispiele für basipetales Wachstum aus der Labiaten-Familie seien angeführt Stachys germanica, lanata, recta. Da die Zahl der angelegten Querwände gross ist, so ist es nicht schwer, sich über die Art des Wachstums klar zu werden; die frühzeitige Knotenbildung an der obersten Wand, sowie ihre Verstärkung lässt diese von vornherein als älteste erkennen. Die Haare von Betonica orientalis, Ballota, Nepeta grandiflora, nuda bestätigen das im Vorstehenden Gesagte; bei Dracocephalum stamineum, Ruyschiana herrscht wahrscheinlich derselbe Entwicklungsgang; Bau, Knotenbildung und Bewarzung weisen darauf entschieden hin — doch unterscheiden sich die Querwände so wenig von einander, dass über die Folge derselben nichts Bestimmtes ausgesagt werden kann.

Bei Marrubium peregrinum, praecox (Fig. 14) zeigen die Trichome, die stets basipetal wachsen, zwischen früher ange-



Fig. 14. Haar von Marrubium peregrinum. = d. interkalaren Wände.

legten Wänden neu auftretende — und zwar habe ich Fälle gesehen, wo zwischen zwei älteren Wänden mehrere — in den meisten Fällen zwei — interkalare gebildet werden, die gegenüber den längst fertigen an ihrer ausserordentlichen Zartheit zu erkennen waren. Die interkalare Teilung scheint hier nicht selten aufzutreten, da ich sie an vielen Exemplaren feststellen konnte. Nur sporadisch dagegen findet sich eine Verzweigung, die vom Grunde der Haare ausgeht. Neben den spitzauslaufenden, basipetal wachsenden Trichomen fin-

den sich solche mit breiter Kuppe und akropetaler Wandfolge, die zu Köpfchenhaaren werden. Man muss sich hüten, die Jugendzustände beider Arten mit einander zu verwechseln, da man sonst zu widersprechenden Resultaten gelangt.

b) Bei Kompositen.

Als Beispiel für das basipetale Wachstum von Filzhaaren junger Blätter möchte ich diejenigen von Aster Amellus, Helianthus annuus, tuberosus, Inula Helenium, Solidago virgaurea, Centaurea dealbata, macrocephala, Jacea anführen.

Bei Aster Amellus (Fig. 74—79) wird die erste Wand ziemlich in der Mitte der Epidermisausstülpung, die zum Haare auswachsen soll, angelegt. Darauf erfolgt eine Streckung; eine neue Wand wird unterhalb der ersten gebildet; die Scheitelzelle wächst sehr lang aus, während an der Basis nach erfolgter Streckung immer neue Querwände sich einfügen. Auf einer gewissen Entwickelungsstufe sieht man an der obersten Wand die Knotenbildung. Wo Quer- und Längswand zusammenstossen, wird letztere infolge nachträglichen Flächenwachstums mehr und mehr herausgewölbt. Während diese Bildung an der obersten Wand nach und nach der Vollendung entgegen geht, fängt die Längswand in der Nähe der darunter folgenden Querwand an, sich ebenfalls auszubauchen und damit auch hier die Bildung des Knotens einzuleiten. Dies geht basipetal immer in der angegebenen Weise fort. Wenn die obersten Zellen schon längst fertig ausgebildet sind, entstehen an der Basis immer noch neue Zellen, die reich an Protoplasma sind und Kerne besitzen. Quer- und Längswände sind in diesen im Gegensatz zu den oberen, wo oft die ganze Zelle (wenigstens die Scheitelzelle) verdickt ist, zart und dünn. In älteren Stadien

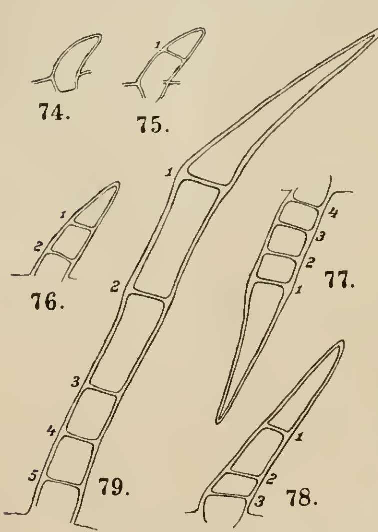


Fig. 74—79. Entwickelung der Haare von Aster Amellus.

tritt auch hier wieder eine Bewarzung auf, die ebenfalls basipetal verläuft.

Die Haare von Aster Amellus sind schwieriger zu studieren, weil der Filz, den sie namentlich an jungen Blattknospen bilden, sehr dicht ist. Leichter kann man die Entwickelung bei Helianthus tuberosus verfolgen. Wie die Figuren 15—20 zeigen, stülpt sich eine Epidermiszelle, die zum Trichom werden soll, hervor und nimmt eine kegelförmige Gestalt an. Zunächst ist die Kuppe noch breit, schärft sich aber immer mehr und mehr zu, bis sie eine lang ausgezogene Spitze darstellt. Mit dieser Zuschärfung ist eine erhebliche Streckung der Zelle verbunden; in der Mitte derselben oder mehr nach der Spitze zu wird nun die erste Querwand angelegt, die oberste Zelle streckt sich sehr bedeutend, unterhalb der ersten Wand tritt eine zweite, dritte, vierte u. s. f. auf. Im Niveau der obersten Querwand beobachtet man wieder zuerst die Knotenbildung; sie ist aber bei Helianthus nicht so typisch wie in den besprochenen Fällen. Soweit ich die hier vorkommenden Haare untersucht habe, beschränkt sich die Knotenbildung auf die oberste Querwand oder sie ist in den unteren Zellen kaum bemerkbar. Die Bewarzung, welche in der Scheitelzelle des Trichoms zuerst auftritt und dort überhaupt am stärksten ist, verläuft basipetal.

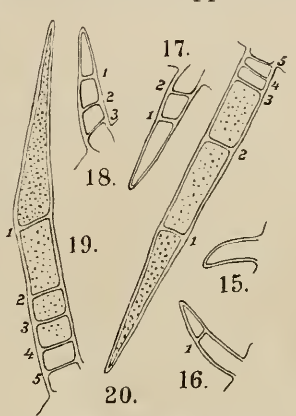


Fig. 15—20. Entwickelung der Haare von Helianthus tuberosus.

Bei Inula Helenium ist die Entwickelung ähnlich, nur dass die Knoten an den Querwänden abgesetzter erscheinen.

Bei Solidago virgaurea tritt die erste Wand sehr weit oben am Scheitel der ausgestülpten Epidermiszelle auf. Im ausgewachsenen Zustande differieren die Zellen des Haares in der Länge nicht sehr viel; die scharf zugespitzte Scheitelzelle ist wohl die längste, doch ist die Differenz nicht so bedeutend wie bei Lamium oder anderen beschriebenen Formen. Die Knotenbildung, wie sie von oben nach der Basis zu auftritt, ist scharf und deutlich zu beobachten, ebenso die Bewarzung, von der aber, wie mir scheint, die unteren Zellen befreit bleiben.

Dasselbe gilt für Silphium perfoliatum. Eigentümlich ist den scharf zugespitzten Haaren dieser Pflanze, dass die Endzelle eine besonders starke Verdickung aufweist, wodurch das Zelllumen mehr oder minder vollkommen ausgefüllt wird. Die Bewarzung ist hier auch ganz besonders kräftig.

Zu bemerken ist ferner, dass sich zwischen den langen zugespitzten Trichomen kleinere mit breiter Kuppe versehene finden, wie sie die beigegebene Abbildung (Fig. 21—22) veranschaulicht. Wie die Untersuchung zeigt, wachsen auch diese basipetal; die oberste Zelle ist etwas länger, die übrigen, darunter liegenden, sind ziemlich gleich gross. In der Stärke der Quer- und Längswände zeigen sie keine Unterschiede. Diese Haare scheinen aber nicht lange zu bestehn; in den älteren Stadien erscheinen sie stark kollabiert.

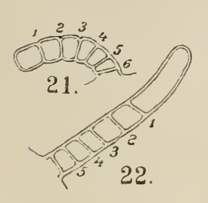
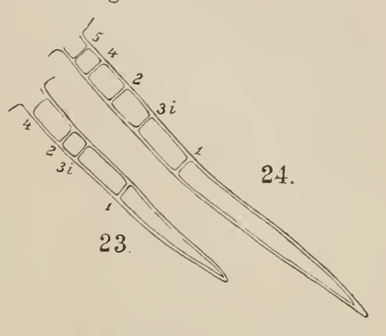


Fig. 21—22. Haare von Silphium perfoliatum.

Als ein weiteres Beispiel für basipetales Wachstum möchte ich noch speziell Eupatorium cannabinum hervorheben, das besonders klar und deutlich die Entwickelungsfolge erkennen lässt. Länger bei einer Beschreibung zu verweilen, scheint mir nicht nötig, da prinzipiell Neues nicht dabei zu erwähnen ist. Bei dem dichten Filze, den die Haare von Centaurea Jacea, macrocephala, dealbata an den Blattknospen bilden, ist es schwer, einzelne Haare zu studieren, da sie oft übereinander liegen und das Bild undeutlich machen.

Die Haare von Centaurea sind dadurch interessant, dass sich hier neben streng basipetalem Wachstum interkalares findet. Die oberste Zelle des Trichomes wächst zu einem langen nicht mehr geteilten Faden aus, unter der ersten Querwand folgen die anderen in der Regel basipetal; doch geschieht es nicht selten, dass zwischen zwei angelegten Querwänden eine neue — also interkalar — auftritt, wie dies die betreffenden Figuren zeigen. Beispielsweise konnte ich beobachten (siehe Fig. 23), dass zwischen den Wänden 1 und 2 die Wand 3 eingeschoben wurde; die jüngste Wand 4 folgt auf 2 basipetal. In der Fig. 24 war die Folge der Wände so, dass zwischen 1 und 2 die Wand 3 angelegt wurde, auf die Wand 2 folgten wieder basipetal 4 und 5, die letztere war die jüngst entstandene. Über das basipetale Wachstum brauche ich nichts hinzuzufügen, da besondere Eigentümlichkeiten dabei nicht vorkommen.

Für die Untersuchung ist von Wichtigkeit, dass man nur jüngere und mittlere Stadien benutzen kann. Im ausgewachsenen Zustande brechen meist die Haare ab, es bleiben nur Stümpfe derselben übrig, eine Beobachtung, die man an Filzhaaren sehr häufig machen kann.



Fgi. 23—24. Haare von Centaurea Jacea. i. = d. interkalaren Wände.

Unter c) sollen einige Beispiele für Knotenhaare an Pflanzen aus den Familien der Acanthaceae, Caryophyllaceae und Scrophulariaceae gestellt werden. —

Von den Pflanzen, deren Haare basipetales Wachstum zeigen, will ich aus der Familie der Caryophyllaceae nur Agrostemma Githago und Cerastium arvense, aus der Familie der Scrophulariaceae Veronica officinalis anführen, jedoch ohne die hierher gehörigen Formen genauer zu beschreiben. Im Wachstum haben alle das Gemeinsame, dass der Vermehrungsherd der Zellen an der Basis liegt. Auf einer gewissen Ausbildungsstufe tritt an der obersten Querwand die Knotenbildung auf, die sich bei Cerastium besonders kräftig zeigt. (Fig. 25.)

Dieselbe Entwickelung findet auch bei der Acanthacee Goldfussia statt; — eigentümlich ist bei den Haaren dieser Pflanze nur die Färbung des Zellsaftes, die in der obersten Zelle beginnt und zunächst rosarot ist. Sie erstreckt sich allmählich auch auf die übrigen Zellen, doch verändert sich die Farbe bald; während die unteren Zellen noch rot sind, werden die oberen blau, zuletzt braun. Wenn dieses Stadium erreicht ist, kollabieren die Endzellen sehr häufig, die Haare schrumpfen dann meist völlig zusammen. An besonders günstigen Objekten kann man die Farbenskala sehr schön verfolgen.

25.

Fig. 25. Haar von Cerastium arvense.

B. Fadenhaare.

Bei einigen Arten der Cichoriaceen, z. B. Lactuca virosa, Picris hieracioides, Crepis u. a., treten neben den von Warming in seiner Arbeit über die Kompositen beschriebenen Haarkörpern Trichome von fadenförmiger Gestalt auf, die, soweit ich sie untersucht habe, basipetales Wachstum zeigen. Es treten hier immer am Grunde des Haares eine grosse Zahl neuer Wände auf. Die Zellen sind an der Basis klein, die Querwände eng aneinander gerückt; die oberen Zellen sind dagegen viel länger.

Bei Picris hieracioides sind letztere noch besonders dadurch charakteristisch, dass sie von einer gewissen Entwickelungsstufe an eine eigentümliche Wellung der Längswände zeigen (Fig. 26). Diese Differenzierung vollzieht sich wieder basipetal, d. h. sie beginnt an der Scheitelzelle und geht von dort bis zum Grunde herab. Man kann jedoch die Entwickelung dieser Trichome nur an jungen Blattorganen verfolgen, da die Haare nicht von langer Dauer sind. Die Zellen kollabieren sehr bald — und zwar sieht man, dass die obersten Zellen den Collapsus zuerst zeigen.

26.

Fig. 26. Haar von Picris hieracioides.

Bei vielen Papilionaceen — als Beispiele führe ich Lupinus luteus und Astragalus Cicer an — finden sich Haare, die in der Mehrzahl der Fälle nur dreizellig sind. Die Entwickelung derselben vollzieht sich folgendermassen. (Fig. 27—29.) Die Epidermiszelle, die zum Haare werden soll, stülpt sich hervor und wächst sehr lang aus. Darauf bildet sich verhältnismässig dicht am Grunde eine Querwand und bald nach dieser Querteilung erfolgt eine abermalige Wandbildung immer unterhalb der erst angelegten Wand. Trotzdem die Haare so wenig Querwände bilden, kann man das basipetale Wachstum sehr genau verfolgen, weil sowohl die erste Wand als auch die Längswand der Scheitelzelle eine starke Verdick-

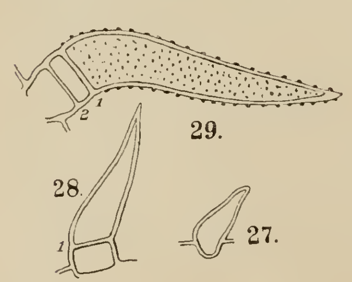


Fig. 27—29. Entwickelung der Haare von Astragalus Cicer.

ung erfahren, sodass die jüngst angelegte Wand durch ihre Zartheit leicht unterschieden werden kann. Eine Bewarzung, die in älteren Stadien zu beobachten ist, tritt an der Endzelle zuerst auf und bleibt wohl auf diese in den meisten Fällen beschränkt. An einzelnen Haaren der Exemplare, die ich untersucht habe, konnte ich noch eine dritte Querwand, die unterhalb der zweiten angelegt war, konstatieren, doch waren dies seltene Ausnahmen.

C. Hammerähnliche Trichome.

Z. B. bei Artemisia Absynthium, Ludovicianum, Abrotanum, Dracunculus. (Fig. 30—35.)

Auf Blättern und Stengeln dieser Pflanzen findet man Trichome von einer Gestalt, die in der Jugend mit einem Hammer Ähnlichkeit hat. Die Untersuchung derselben, wenigstens der ersten Stadien, macht besondere Schwierigkeiten, da sie an ganz jungen Blättern (überhaupt jungen Organen) zu einem dichten Filze verwoben sind. Man muss viele Beobachtungen anstellen, um die Entwickelung übersehen zu können.

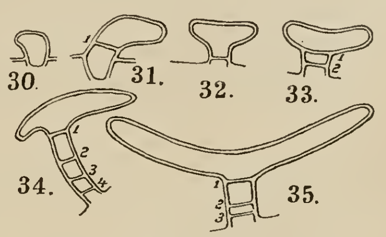


Fig 30—35. Entwickelung der hammerähnlichen Trichome von Artemisia.

Nach den Untersuchungen von Weiss soll der Fuss dieser hammerähnlichen Trichome interkalar gebildet werden; ich habe nur basipetales Wachstum dieser Haargebilde feststellen können. Wie die Figuren 30—35 zeigen, wölbt sich die Epidermiszelle, die zum Haare werden soll, hervor und erfährt in den typischen Fällen eine Querteilung dicht über der Basis. Die auf diese Weise nach oben abgetrennte Zelle wächst nun sehr bald aus; die beiden Seiten der Zelle erfahren zunächst ungleiches Wachstum. Die eine eilt der anderen in der Ausbildung weit voraus, sodass man die oben angegebenen hammerähnlichen Bilder zu sehen bekommt. Im ausgewachsenen Zustande sind aber beide Seiten gleich lang oder sie zeigen nur geringe Verschiedenheit. Gleichzeitig mit dem Auswachsen der obersten Zellen erfolgt die Bildung des Stieles. Nachdem die Scheitelzelle durch die erste Querwand abgetrennt worden ist, streckt sich die untere Zelle ein wenig; es wird eine neue Wand unterhalb der ersten gebildet. Je nach der Ausbildung des Haares kann dieser

Vorgang sich mehr oder weniger oft wiederholen. Am häufigsten sind drei oder vier Stielzellen, doch kann sich die Zahl der Querwände in besonders kräftigen Gebilden sehr beträchtlich erhöhen. Wenn interkalare Teilung vorläge, wie Weiss angiebt, so müsste, nachdem die oberste Zelle abgetrennt worden ist, gleich an der Basis die zweite angelegt werden. Später müssten dann die übrigen Wände zwischen der oberen (ersten) und der an der Basis befindlichen Wand auftreten. Dieses habe ich aber in keinem Falle beobachten können; jedesmal trat die neue Wand unterhalb der vorher angelegten auf.

D. Verzweigte Trichome.

Von den verzweigten Trichomgebilden sollen die Haare von Verbascum Thapsus bezüglich ihrer Entwickelung hier beschrieben werden (Fig. 36—43).

Die Haarmutterzelle stülpt sich vor und teilt sich durch eine Querwand. Indem die Scheitelzelle zum mehr oder minder langen Faden auswächst und sich dabei zu einer Spitze zuschärft, folgt zuweilen der ersten Teilung eine zweite basipetal, in diesen Fällen steht die jüngst gebildete Querwand senkrecht auf der Längsachse des Haares. Gewöhnlich aber stülpt sich die durch die erste Querteilung gebildete untere Zelle seitlich aus (s. Fig. 38). Diese Ausstülpung wird später durch eine Wand, die schief zur Querwand steht, abgetrennt. Der Seitenzweig wächst nun nach und nach aus; unterhalb der schief angelegten zweiten Wand wird eine dritte wieder regelrecht gestellte Querwand gebildet (s. Fig. 39). In derselben Zone, in der die erste Ausstülpung sich vollzog, bilden sich 2—3 und mehr Seitenäste, die wirtelig beisammen stehen. Über denselben

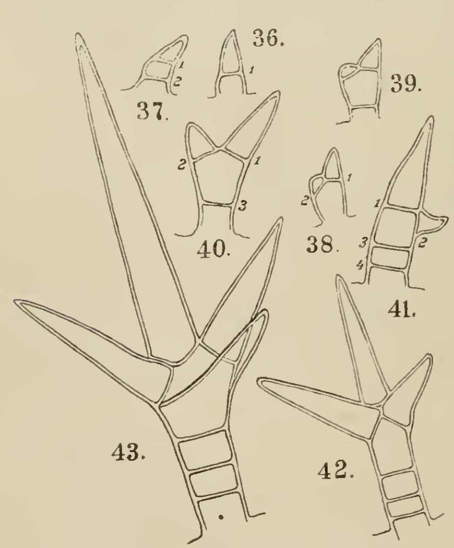


Fig. 36—43. Entwickelung der verzweigten Haare von Verbascum Thapsus.

ragt die Endzelle, zu einer langen Spitze ausgezogen, hervor (s. Fig. 42). Damit ist aber die Entwickelung des Trichomes noch nicht vollendet. Unter den regelrecht gestellten Querwänden werden weitere derselben Art angelegt (s. Fig. 43). Durch seitliche Ausstülpungen der auf den ersten Wirtel folgenden Zelle nach vorn, hinten, links und rechts bildet sich ein zweiter Wirtel auf gleiche Weise wie im vorher beschriebenen Falle. Auf diesen letzten Wirtel folgen wohl noch nach unten einige Querwände; weitere Seitenzweigbildung, wie sie Weiss auf den Tafeln, die seinem Werke beigegeben sind, abbildet, habe ich nicht beobachten können.

E. Blasenhaare.

Von den Köpfchenhaaren, die eine basipetale Folge der Wände aufweisen, will ich nur die Entwickelung der Blasenhaare mitteilen, die sich bei vielen Chenopodiaceen und Amaranthaceen finden und den bekannten mehligen Überzug bilden. (Fig. 44—49.) (S. Engler-Prantl, „Natürliche Pflanzenfamilien", Chenopodiaceen von Volkens, III. Teil. 1. Abt. a. S. 39.)

Die sich ausstülpende Epidermiszelle bildet dicht an der Basis eine Querwand, die dadurch abgetrennte obere Zelle schwillt nach und nach zu der Blase an. Währenddessen streckt sich die untere Zelle und bildet einen mehr oder minder langen Stiel, der durch basipetal auf einander folgende Querwände geteilt wird; damit ist das Wachstum vollendet. Bemerkenswert ist, dass in vielen Fällen die Scheitelzelle schon vollständig zu der kugelförmigen Blase ausgewachsen, der Stiel dagegen in der Entwickelung sehr zurück geblieben ist. Umgekehrt ist oft der Stiel schon sehr weit im Wachstum vorgeschritten, bevor die Scheitelzelle sich zur Kugel auszuwölben anschickt. Es finden sich also lang und kurz gestielte Formen, die ersteren sind am frühesten in der Entwickelung vollendet. Von Interesse ist, dass die verschieden ausgebildeten Haare ein bestimmtes Niveau auf dem Blattorgan einnehmen. Die länger gestielten stehen

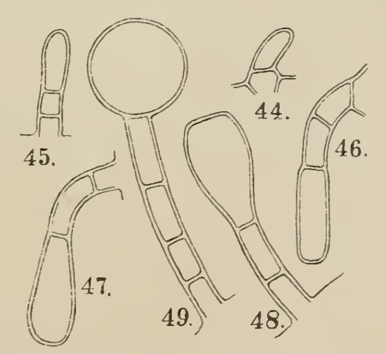


Fig. 44—49. Entwickelung der Blasenhaare von Chenopodium Bonus Henricus.

in einer gewissen Abstufung mit ihren Köpfchen über den kurzgestielten und schützen die erst in der Ausbildung begriffenen Gebilde.

II. Akropetales Wachstum.

A. Sternhaare.

Von den Haargebilden, deren oberste Zellen eine besondere Ausbildung erfahren, sind die Sternhaare zu nennen, wie sie z. B. Hieracium brevifolium zeigt. Das Wachstum derselben erfolgt akropetal. Die sich ausstülpende Epidermiszelle teilt sich durch mehrere, auf einander folgende Querwände und wächst mehr oder minder lang aus. Auf einer gewissen Entwickelungsstufe hört das Längenwachstum auf, die beiden obersten Zellen erfahren eine für sie charakteristische Umbildung, wie sie die Fig. 53—57 zeigen. Es bildet sich z. B. (Fig. 53) in der dritten Zelle auf der einen Seite ein Buckel, der sich nach und nach stärker auswölbt; dasselbe erfolgt auf der entgegengesetzten Seite in gleicher Weise, nur etwas später, — die eine Seite eilt der anderen in der Entwickelung voraus. Was für die dritte Zelle galt, vollzieht sich in der vierten, der Scheitelzelle, in gleicher Weise; die Zelle erhält die sonderbarsten Formen wie sie die einzelnen Figuren zur Darstellung bringen. (Fig. 50—58.) Das Endresultat ist, dass beide Zellen zu zwei langen Doppelarmen auswachsen, die sehr verschieden (spitz-, rechtwinklig) zu einander gestellt sind. Die beiden Seiten eines Doppelarmes können einen gestreckten Winkel mit einander bilden, sodass die beiden Doppelarme parallel zu einander gelagert sind.

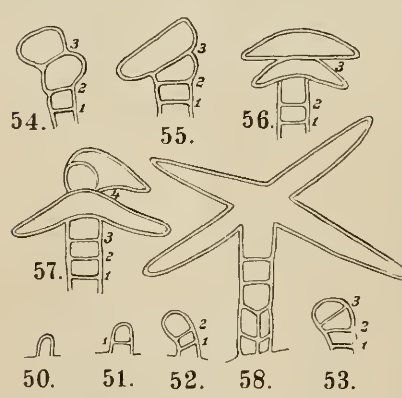


Fig. 50—58. Entwickelung der Sternhaare von Hieracium brevifolium.

Wie schon angegeben, erfolgt die ganze Entwickelung akropetal, indem nur die Scheitelzelle neue Zellen erzeugt; in manchen Fällen tritt bei alten ausgebildeten Haaren eine Längsteilung ein, die von der Basis nach dem Scheitel zu vorrückt. Sie beschränkt sich aber meist auf die am Grunde befindlichen Zellen und geht nicht

oder selten über diese hinaus. Die Stiele der Sternhaare sind sehr verschieden lang; eine nachträgliche, interkalare Einfügung von Querwänden konnte nicht konstatiert werden. —

B. Verzweigte Gebilde.

An die Sternhaare sollen diejenigen Trichome angereiht werden, die sich bei Asarum europaeum auf Blattorganen finden. Weiss will hier basipetales Wachstum beobachtet haben; nach meinen Untersuchungen kann ich dieses nicht bestätigen. Ich habe die vollständige Entwickelung der Haare verfolgt und immer feststellen können, dass sie an der Spitze wachsen; hier beobachtet man stets die jüngst angelegten Wände. In vielen Fällen sieht man die Scheitelzelle ganz mit Plasma angefüllt, durch dasselbe zieht sich wie ein dünner Faden die jüngste Wand. Sehr allgemein ist — meist an älteren Haaren — eine Verzweigung der Trichome zu beobachten, die wiederholt an verschiedenen Punkten des Zellfadens erfolgen kann. Die Seitenzweige können sehr lang werden, selbstverständlich teilt sich auch hier nur die Scheitelzelle und bildet die neuen Wände. Die Art der Verzweigung ist sehr mannigfaltig, die Seitenäste können wieder Tochterzweige aussenden, man begegnet bei der Untersuchung den verschiedenartigsten Bildern.

Eine Verzweigung und Ausbildung ähnlicher Art zeigen die Staubfadenhaare von Nicandra physaloides. Das Wachstum ist streng akropetal. Bemerkenswert ist, dass die Verästelung in der Scheitelregion viel stärker ist als an der Basis, wo Äste in geringer Zahl oder gar nicht angelegt werden, dass auch meist eine Seite des Haares dabei bevorzugt wird, während die andere nur gering oder gar nicht an der Verzweigung beteiligt ist, sodass man hier an die Ausbildung von Wickeln erinnert wird.

C. Fadenhaare.

Von den Trichomen, die aus einer sehr grossen Zahl von ziemlich gleichartigen Zellen zusammengesetzt sind und streng akropetale Folge der Querwände zeigen, seien die Haare von Aristolochia Clematitis erwähnt, die sich im Perigon finden. Die merkwürdig schmale, relativ lange Basalzelle trägt eine ungemein grosse Zahl von Gliederzellen, die immer wieder am Scheitel neu erzeugt werden.

Das Gleiche gilt für die Staubfadenhaare von Tradescantia virginica.

Eigentümlich in der Gestaltung sind die auf den Blattorganen befindlichen Haare von Sonchus paluster. (Fig. 64—66.) Das akropetale Wachstum ist unbestreitbar, besonders schön sind in den oberen Zellen Protoplasma und Kern zu erkennen, die in den unteren oft völlig verschwunden sind. In jüngeren Stadien sind die Zellen kurz, sie wachsen aber nachher mehr oder minder lang aus; die jüngst angelegten Zellen sind nach beendigtem Wachstum die relativ längsten.

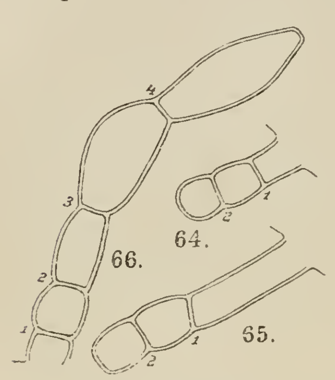


Fig. 64—66. Haare von Sonchus paluster.

Ein sehr schönes Beispiel für akropetales Wachstum stellen die Haare von Datura sanguinea dar. Bei diesen sieht man deutlich, wie die Querwände von unten nach oben an Stärke abnehmen; die jungen sind viel lichter, als die alten, dunkel erscheinenden Wände. Während die älteren Zellen eine bestimmte, rechteckige Gestalt zeigen, ist dies bei den jüngsten nicht der Fall; sie sind viel schmaler als die alten, infolge ihres veränderlichen Aussehens machen sie auf den Beobachter den Eindruck des Unfertigen. In der Scheitelregion enthalten die Zellen auch noch viel Plasma und grosse Zellkerne, in den ausgewachsenen ist das Plasma meist ganz verschwunden, Kerne sind aber noch vielfach vorhanden.

Solcher Beispiele könnte ich noch viele aufzählen, es würde aber zu weit führen, sie alle namhaft zu machen.

D. Köpfchenhaare.

Abgesehen von den wenigen bekannten Beispielen für Köpfchenhaare, die basipetales resp. interkalares Wachstum zeigen, kann man für die übrigen die akropetale Wandfolge feststellen. Die Untersuchung lässt uns dies an einer grossen Zahl derartiger Gebilde erkennen. Da diese Dinge bekannt sind, so ist es unnötig, länger dabei zu verweilen. Von den vielen Köpfchenhaaren, die mir zu Gesicht gekommen sind, will ich nur diejenigen von Cichorium Intybus erwähnen. Von sehr verschiedener Grösse, sind sie da-

durch interessant, dass in vielen Fällen die Köpfchenbildung relativ spät sich vollzieht: junge Blätter zeigen dieselbe oft noch gar nicht, an völlig ausgewachsenen Trichomen fehlen dagegen die Köpfchen nie. Mit der Bildung akropetal auf einander folgender Querwände geht in älteren Stadien eine Längsteilung der Zellen Hand in Hand, die an der Basis beginnt, dort auch die meisten Wandbildungen aufweist und sich allmählich bis ungefähr in die Mitte des Haares erstreckt. Die oberen Zellen bleiben von dieser Längsteilung meist frei.

E. Filzhaare.

Von den Filzhaaren, die akropetales Wachstum zeigen, habe ich diejenigen von Senecio-Arten untersucht, z. B. von Senecio Fuchsii, nemorensis u. a. (Fig. 59—63). Die sich ausstülpende Epidermiszelle erzeugt am Scheitel immer neue Querwände. Die Endzelle, die in der Jugend eine breite Kuppe hatte, spitzt sich später etwas zu und wächst zu einem langen peitschenförmigen Faden aus. In vielen Fällen beobachtet man, dass bei ausgewachsenen Haaren die Zelle, die auf die langausgezogene Scheitelzelle folgt, breiter als die benachbarten ist. An der Stelle, wo sich die peitschenförmige Endzelle gegen die nächste, verbreiterte absetzt, reisst erstere im Alter ab. Auf älteren Blattorganen sieht man häufig nur noch die übrig gebliebenen Stümpfe verstreut. Neben diesen Filzhaaren kommen auf Senecio noch andere Trichome vor, die in der Jugend ebenfalls akropetal wachsen und sich durch eine grosse Zahl ziemlich gleichartiger Zellen auszeichnen, nur dass die oberen etwas länger als die übrigen sind. Nicht selten findet man, wenn die Trichome ziemlich fertig ausgebildet sind, dass die am Grunde befindlichen Zellen noch einmal, also interkalar, geteilt werden. Die Zellelemente des ganzen Haares sind bis zum Abschluss ihres Wachstums plasmareich. Durch das Plasma der unteren Zellen ziehen wie dünne Fäden die neu angelegten Wände hindurch. Die interkalare Teilung ist aber, wie gesagt, nur auf die

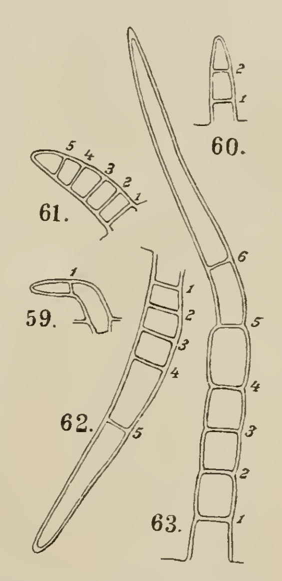


Fig. 59—63. Entwickelung der Filzhaare von Senecio Fuchsii.

untersten Zellen beschränkt, für die oberen konnte dieselbe niemals konstatiert werden. Sie findet sich auch nicht allgemein, sondern es sind Ausnahmen, die aber doch ziemlich häufig vorkommen.

Fadenhaare mit akropetalem Wachstum finden sich auf den Blattorganen von Lysimachia punctata, Digitalis purpurea, lutea, Veronica hederaefolia u. a.

Prinzipiell Neues inbetreff des akropetalen Wachstums ist nicht mitzuteilen; in älteren Stadien findet sich bei diesen Haaren eine mehr oder minder starke Bewarzung. Ob dieselbe am Scheitel oder an der Basis einsetzt, konnte nicht festgestellt werden, da die Zellen der beobachteten Stadien keinen Unterschied boten; die Bewarzung trat überall ziemlich gleich stark auf. Bei diesen Haarbildungen war stets zu konstatieren, dass die Querwände an der Basis eine bedeutende Verdickung zeigten gegenüber den an dem Scheitel befindlichen Zellen, die durch ihre zarten Querwände andeuteten, dass sie zuletzt angelegt worden waren. Interessant sind bei Digitalis die auf der Blumenkroneninnenseite stehenden borstenähnlichen Trichome. Sie wachsen ebenfalls akropetal und zeigen früher oder später deutliche Knotenbildung an den Ansatzstellen der Querwände. Diese geht entsprechend der Wachstumsart von unten nach oben vor sich. Wie diese Knoten angelegt werden, kann man gerade hier ausserordentlich gut beobachten. Geht man vom Scheitel des Haares zur Basis hinab, so finden sich in noch wachstumsfähigen Trichomen alle Übergänge. Am Scheitel sind die Querwände noch ausserordentlich dünn, von Ausbuchtung der Längswand ist noch keine Spur zu beobachten. Je weiter man nach unten fortschreitet, desto stärker werden die Querwände, desto deutlicher sind die Knoten ausgeprägt, bis man sie am Grunde typisch ausgebildet vorfindet. Die Haare auf der Blumenkroneninnenseite sind von bedeutender Länge.

F. Borstenhaare der Labiaten.

Wie ich schon im allgemeinen Teil bemerkt habe, finden sich bei den einzelnen Arten der Labiaten Trichome, die im ausgewachsenen Zustande vollkommen gleich aussehen, deren Entwickelung aber eine sehr verschiedene ist. Die basipetal wachsenden Formen habe ich besprochen, die mit akropetaler Folge der Querwände wären jetzt anzuführen. Als Beispiele mögen die Haare von Salvia

Sclarea, Bertolinii, glutinosa, silvestris zunächst betrachtet werden (Fig. 67—73). Die Epidermiszelle, die zum Haare werden soll, stülpt sich hervor, die Kuppe ist in den jüngsten Stadien breit, sie schärft sich aber nach und nach zu, bis sie zu einer lang ausgezogenen Spitze geworden ist. Die Ausstülpung teilt sich sehr bald durch eine Querwand, die dicht an der Basis auftritt, und erzeugt dann weiter akropetal immer neue Wände, deren Zahl sehr verschieden ist. Es kommen sehr kurze Haare mit 2—3 Zellen, daneben aber lange 8—10zellige vor. In älteren Stadien sieht man, dass die Wände der unteren Zellen stark verdickt werden, die oberen dagegen sich durch Zartheit merklich abheben. Im vollkommen ausgewachsenen Zustande unterscheiden sich die Zellen wenig, nur dass die oberen länger sind als die unteren. Eine Bewarzung tritt später auf, sie scheint allmählich vom Scheitel nach der Basis zu fortzuschreiten, doch habe ich dafür keine absolut sicheren Anhaltspunkte.

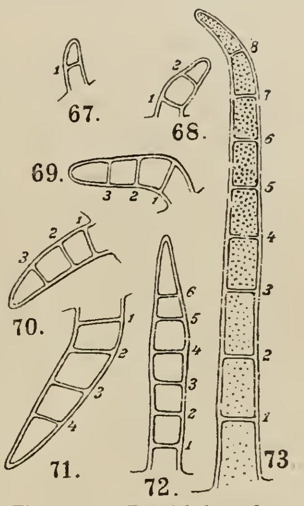


Fig. 67—73. Entwickelung der Haare von Salvia.

Bei einigen Arten von Salvia kommen neben diesen borstenförmigen Trichomen Köpfchenhaare vor. Man muss sich hüten, (z. B. bei Salvia glutinosa) die Jugendstadien beider Arten zu verwechseln. Die Köpfchenhaare behalten die breite Kuppe, bei den Borstenhaaren schärft sich dieselbe zur Spitze zu.

Eine andere Labiate, die ähnliche Borsten auf ihren Blatt- und Stengelorganen trägt, ist Ajuga reptans. Der Herd der Zellvermehrung findet sich hier wieder am Scheitel; die oberen Zellen zeichnen sich durch reichen Plasmagehalt und durch Anwesenheit von Kernen aus. Die jüngst angelegte Wand sieht man häufig am Scheitel wie einen dünnen Faden quer durch die Zelle ziehen. In älteren Stadien ist wieder eine Knotenbildung im Niveau der Querwände zu beobachten, und zwar tritt dieselbe an der Basis zuerst auf; die Querwände werden stark verdickt, die Längswand an der Berührungsstelle mit den ersteren mehr oder minder stark herausgewölbt. Die Bewarzung, die später eintritt, erscheint, wie ich nach

meinen Beobachtungen annehmen muss, zuerst am Scheitel, später an der Basis. In älteren Haaren werden zuweilen in den 2—3 untersten Zellen interkalare Wände eingeschoben, die von den anderen sich durch ihre Zartheit abheben. An diesen nachträglich auftretenden Wänden sind die Knoten selbstverständlich noch nicht vorhanden, sie werden erst bedeutend später angelegt. Wenn man flüchtig untersucht, glaubt man infolge der zarten, an der Basis befindlichen, nachträglich angelegten Wände basipetales Wachstum konstatieren zu können. Ein solches liegt aber nicht vor, die Haare wachsen akropetal.

Ähnliche Borsten stehen auf den Blattorganen von Scutellaria peregrina und altissima. Die oberste Wand ist hier wieder die jüngste, die Scheitelzelle zeichnet sich durch den reichen Protoplasmainhalt aus, in den unteren Zellen findet sich dagegen nur noch ein schwacher Wandbeleg. Knoten werden nicht angelegt, doch tritt eine Bewarzung auf, die vom Scheitel zur Basis fortschreitet, dort auch am stärksten entwickelt ist. Die Haare weisen eine grosse Zahl von Zellen auf, so dass die Untersuchung und die Feststellung der Wachstumsart keine Schwierigkeit macht.

Eine stärkere Verdickung der Querwände, die von unten nach oben fortschreitet, lässt die Basalzellen auf den ersten Blick als die älteren erkennen.

Als ein weiteres Beispiel von Borstenhaaren mit akropetaler Entwickelung bei Labiaten sei Monarda fistulosa angeführt. Merkmale für das akropetale Wachstum sind, dass die Wände von der Basis zum Scheitel an Stärke abnehmen; ferner ist in den obersten Zellen das Plasma noch reichlich vorhanden, aus den unteren so gut wie verschwunden und ebenso verhalten sich die Kerne. Eine Knotenbildung tritt zuerst an der Basis auf und setzt sich bis zum Scheitel fort. In den obersten Zellen zeigen sich die Knoten gewöhnlich noch nicht oder sie sind sehr schwach entwickelt.

Ebenfalls gehören hierher die Haare von Phlomis umbrosa und tuberosa; was das Wachstum anbetrifft, so zeigen sie nichts neues.

Die Haare sind namentlich bei Phlomis umbrosa im Alter ausserordentlich stark verdickt. Neben einzeln stehenden Trichomen finden sich hier Trichomgruppen von 2—4 Haaren auf einem gemeinsamen Bulbus.

III. Interkalares Wachstum.

Was nun endlich das interkalare Wachstum betrifft, so habe ich ja schon einige Angaben darüber gemacht. Es wäre müssig, dieselben hier noch einmal zu wiederholen, sie mussten dort gegeben werden, wo die betreffenden Haartypen beschrieben wurden. Wie ich schon erwähnt habe, findet sich interkalares Wachstum selten. Es kann sich, wie die Beispiele zeigen, bei basipetalem ebenso wie bei akropetalem Wachstum am Aufbau der Trichome beteiligen. Als besonders typische Beispiele für interkalares Wachstum kann ich nur zwei anführen: Polemonium coeruleum und Tragopogon floccosus.

Bei Polemonium zeigen die Haare, die sich an den Laubblättern, besonders an dem unteren Teile der breiten Blattspreite finden, zunächst akropetales Wachstum; in älteren Stadien sieht man — am besten in den unteren resp. untersten Zellen — neue Wände auftreten. Diese interkalare Teilung ist jedoch nur in bestimmten Stadien deutlich erkennbar. Das Haar darf nicht zu jung aber auch nicht zu alt sein. Bei jungen Haaren ist die Teilung noch nicht erfolgt, bei zu alten unterscheiden sich die Wände bei dem schnellen Wachstum in die Dicke so gut wie gar nicht von den früher angelegten; ausserdem sind sie alsdann infolge des starken Längenwachstums sehr weit aus einander gerückt. Wie man daraus ersieht, ist es mehr oder weniger vom Zufall abhängig, günstige Objekte zu erhalten. Hat man das richtige Stadium einmal gefunden, so kann man die nachträgliche Teilung auch vorzüglich beobachten und sicher konstatieren.

Bei Tragopogon floccosus ist die Sache einfacher, weil hier die betreffenden Haare sehr lange im Wachstum und in der Teilung der Zellen verharren. Das Wachstum ist hier anfangs basipetal; die oberste Wand ist und bleibt die älteste, am Grunde entstehen immer neue Zellen. Zwischen zwei älteren Wänden werden oft ein oder zwei oder in günstigen Fällen noch mehr neue Querwände gebildet. Dieses kann in verschiedenen Höhen des Haares eintreten, nur die oberste Zelle bleibt stets ungeteilt.

Zusammenfassung.

Wenn wir nun das, was in den vorstehenden Zeilen gesagt ist, zusammenstellen, so erhalten wir folgende Resultate:

1. Bei dem Aufbau der Haare an den Pflanzenorganen lassen sich drei Wachstumstypen unterscheiden: der basipetale, akropetale und interkalare Typus.

2. Das interkalare Wachstum tritt sowohl beim basipetalen wie beim akropetalen Typus auf; es kommt jedoch im Vergleich zu den beiden letzteren nur selten vor.

3. Die einzelnen Haarformen sind in morphologische Gruppen geordnet worden. Wie die Entwickelungsgeschichte der Trichome lehrt, kommt diesen Gruppen aber nicht allgemein das basipetale resp. akropetale Wachstum zu. Man kann nicht allgemein von den Faden-, Knoten- oder verzweigten Haaren aussagen, dass sie basipetale resp. akropetale Wandfolge zeigen, vielmehr kommen bei den betreffenden Haargruppen beide Wachstumsarten vor, d. h. nicht etwa im beliebigen Wechsel, sondern so, dass für jede Pflanze die Entwickelung der ihr zukommenden Haare konstant bleibt.

4. Von allgemeinerem Interesse ist, dass die Haare, die den Vertretern einer Familie zukommen (z. B. die Haare auf Labiaten), die soeben angedeutete Verschiedenheit in der Entwickelung zeigen. Selbst bei Pflanzen, welche nach ihrer Anordnung im System als nächste Verwandte erscheinen, herrscht in dieser Hinsicht keineswegs Übereinstimmung.

Ich gebe hier die Systematik der in Frage kommenden Labiaten, wie sie einerseits von G. Bentham in den „Genera plantarum", andererseits von J. Briquet in Engler-Prantl's „Natürlichen Pflanzenfamilien" zusammengestellt sind. In Klammern habe ich die nach meinen Untersuchungen konstatierte Wachstumsart angegeben.

Bei Bentham ist die Anordnung folgendermassen getroffen:

Satureineae:

Subtribus 2. Menthoideae:

Origanum (basipetal).

Monardeae:

Salvia (akropetal), Monarda (akropetal).

Nepeteae:
Nepeta (basipetal), Dracocephalum (basipetal).
Stachydeae:
Subtribus 1. Scutellarieae:
Scutellaria (akropetal).
Subtribus 2. Marrubieae:
Marrubium (basipetal).
Subtribus 4. Lamieae:
Stachys (basipetal), Lamium (basipetal), Ballota (basipetal), Phlomis (akropetal).
Ajugoideae: Ajuga (akropetal).

Bei Briquet findet sich nachstehende Gruppierung:
Ajugoideae:
Ajugeae: Ajuga (akropetal).
Scutellarioideae:
Scutellaria (akropetal).
Marrubieae:
Marrubium (basipetal).
Nepeteae:
Nepeta (basipetal), Dracocephalum (basipetal).
Stachydeae:
Lamiinae:
Phlomis (akropetal), Lamium (basipetal), Ballota (basipetal), Stachys (basipetal).
Salvieae:
Salvia (akropetal).
Monardeae:
Monarda (akropetal).
Satureieae:
Thyminae:
Origanum (basipetal).

Wie man aus dieser Zusammenstellung ersieht, ist die Entwickelung der Haare öfter sogar bei Arten, die nach den genannten Autoren nahe verwandt sein sollen, verschieden. Am auffallendsten tritt dieses bei Phlomis zu Tage. Bei Bentham ist diese Gattung unter die Stachydeae, Subtribus Lamieae mit Stachys, La-

mium, Ballota zusammengestellt, ebenso finden wir sie in dem System von Briquet unter den Stachydeae, Subtribus Lamiinae, mit Lamium, Ballota und Stachys vereinigt.

Während die Knotenhaare von Lamium, Ballota und Stachys basipetale Folge der Querwände aufweisen, befindet sich bei Phlomis der Herd der Zellvermehrung an dem Scheitel; es findet sich also in derselben Tribus resp. Subtribus entgegengesetztes Wachstum.

Ich zweifle nicht, dass man bei weiterer Untersuchung auch in anderen Pflanzenfamilien ähnliche Gegensätze antreffen wird. Was die Haare hier im Kleinen darthun, trifft bekanntlich auch für manche Gewebeformen zu, wie dies z. B. Schwendener für das mechanische System und ebenso für die Spaltöffnungen der Glumaceen gezeigt hat.

Je nachdem man nach Blüte und Frucht oder aber nach vegetativen Organen, beziehungsweise Geweben einteilt, wird eine verschiedene Gruppierung herauskommen.

Vorstehende Untersuchung wurde während des Jahres 1897 bis April 1898 in dem botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, dem Herrn Geh. Regierungsrat Professor Dr. S. Schwendener sage ich an dieser Stelle für die vielfache wissenschaftliche Förderung, die ich von ihm erfahren habe, meinen verbindlichsten Dank.

Neue cytologische Untersuchungen.

Von

Bohumil Němec.

Mit 71 Figuren im Text.

Ich habe in den letzten vier Jahren ein zahlreiches Beobachtungsmaterial cytologischen Inhalts zusammengetragen und habe mich endlich entschlossen, die wichtigeren Resultate, die sich auf verschiedene Objekte beziehen und für einzelne selbständige Publikationen nicht umfangreich genug sind, kollektiv zu veröffentlichen. Ein einheitliches Gepräge sollen die einzelnen Aufsätze durch eine Zusammenfassung der Resultate, denen eine allgemeinere Bedeutung zukommt, erhalten.

Die Präparate wurden, wo nicht spezielle Angaben gemacht werden, aus Objekten gewonnen, welche mit Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure (Němec IV) fixiert wurden. Die Tinktionen werden speziell angegeben. Sonst benutzte ich zum Fixieren die Flemmingsche Lösung, Chromessigsäure, Alkohol etc. Mehr zur Selbstbelehrung wurden die verschiedenen mikrochemischen Methoden, die von Zacharias empfohlen werden, angewandt. Ebenso wurden die meisten von Frank Schwarz (II) angegebenen Methoden nachuntersucht. Prinzipiell neue Ergebnisse kann ich in dieser Beziehung nicht registrieren. Vorläufig möchte ich nur hervorheben, dass sich die Verdickungen der Verbindungsfasern, welche der Zellplatte Ursprung geben, als leicht verdaubar in schwach angesäuertem Pepsinglycerin erwiesen haben, im Gegensatz zu den achromatischen Fäserchen. Allerdings wurde dazu Alkoholmaterial, sowie Objekte, welche mit Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert und mit 60 % Alkohol ausgewaschen wurden, verwendet, da ich zur Überzeugung gekommen bin, dass frisches, lebendiges Material vielfach bei derartigen Unter-

suchungen zu Irrtümern führen kann. Ein nach Zacharias' (I) Angaben bereitetes Pepsinglycerin plasmolysiert nämlich zunächst die lebenden Zellen ganz normal. Die Plasmolyse geht natürlich nach einigen Minuten zurück, da der ziemlich hohe Säuregehalt die Semipermeabilität der Vacuolenwände, sowie der plasmatischen Aussenhaut aufhebt, doch genügt schon diese kurz dauernde Plasmolyse dazu, eine körnige Degeneration der Spindelfasern einzuleiten (cf. Němec V). Legt man also frische, lebende Objekte in die Verdauungsflüssigkeit, so tritt Plasmolyse ein (dieselbe muss auch nicht vollständig sein!), die achromatischen Fäserchen lösen sich in einzelne Körnchen auf, die dann nach dem Absterben der Zellen leicht durch moleculare Bewegungen die Reihen, in welchen sie ursprünglich lagen, verlassen. Freilich scheint es dann, dass die achromatischen Fäserchen verschwunden sind und ihr Verschwinden kann irrtümlich als Verdauung bezeichnet werden.

Die mit Alkohol oder Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixierten Objekte zeigen jedoch nichts von einer Verdauung der achromatischen Fäserchen, auch wenn sie in der Verdauungsflüssigkeit vierundzwanzig Stunden gelassen werden. Ebenso verhalten sich die Nucleolen. Was diese betrifft, so kann ich Zacharias völlig beistimmen, dass sich nämlich in denselben kein Nuclein nachweisen lässt.[1]) Doch lassen sich öfters, besonders in Zellen, welche eine längere Ruheperiode durchmachen, an der Oberfläche der Nucleolen dicht angehäufte Chromatinkörnchen konstatieren; diese Körnchen können zu einer förmlichen, den Nucleolus umgebenden Schale zusammenfliessen und dies könnte ebenfalls zu Irrtümern verführen. Ich habe nun die Wurzeln von Allium cepa der Einwirkung von Chloroformdämpfen (auf 10—30 Minuten) ausgesetzt (cf. Němec V) und die Wurzeln dann fixiert. Die Chromatinschale ist dann verschwunden, aber dicht neben dem Nucleolus liegen zwei oder mehrere Paranucleoli, die sich in rauchender Salzsäure schnell lösen, ebenso in konzentrierter Kalilauge, hingegen der Pepsinverdauung völlig widerstehen. Es sind dies also Chromatinkugeln. Der Nucleolus ist dann allerdings etwas kleiner als in normalen Wurzeln, die mit Chloroformdämpfen nicht behandelt wurden. Konzentrierter

---

[1]) Eingehend wurden mikrochemisch die Wurzelspitzen von Soja hispida, Vicia faba und Allium cepa untersucht.

Kalilauge, sowie 50 % Salzsäure gegenüber verhielten sich bei meinen Untersuchungen die achromatischen Fäserchen und die Nucleoli fast ganz gleich. Nur scheinen sich in konzentrierter Kalilauge die Nucleolen schneller und mehr zu lösen als die achromatischen Fasern. Das alles spricht für eine nicht allzu verschiedene stoffliche Zusammensetzung der Nucleolen und Fäserchen.

Der letzterwähnte Umstand ist in erster Reihe für die Anschauung wichtig, dass die Nucleolen in genetischer Beziehung zu den achromatischen Fäserchen stehen. Liessen sich auch für die Richtigkeit dieser Anschauung topographische Beobachtungen sowie Experimente (Němec V) anführen, so schien doch sehr wichtig der von Zacharias betonte stoffliche Unterschied zwischen beiden zu sein, welcher hauptsächlich aus ihrem differenten Verhalten der Pepsinverdauung gegenüber gezogen wurde. Dieser Einwand fällt nun. Was den von Miehe (I) konstatierten Umstand betrifft, dass nämlich der Nucleolus noch besteht, wenn schon die ersten achromatischen Fäserchen sichtbar sind, verweise ich auf den Aufsatz über die Nucleolen bei Alnus glutinosa, sowie auf die Thatsache, dass Nucleolarsubstanz auch im Cytoplasma verteilt ist (cf. Němec V). Übrigens ist leicht zu begreifen, dass auch dann der Nucleolus Reservematerial für die achromatischen Fäserchen sein kann, wenn beiderlei Gebilde stoffliche Differenzen zeigen. Erst während seiner aktuellen Verwendung werden Reservestoffe transformiert und stofflich umgewandelt, anders könnte es ja auch hier nicht sein.

In seiner bekannten Arbeit hat Frank Schwarz (II) angegeben, dass in Kupfersulfat das Chromatin leicht löslich ist. Diese Angabe wurde von Zimmermann (I) nachgeprüft, jedoch ihre Richtigkeit nicht bestätigt. Ich benutzte zu meinen Untersuchungen eine zehnprozentige Lösung von Kupfersulfat. Diese Lösung bewirkte bei Nitella flexilis in jüngeren, sowie ausgewachsenen Internodialzellen zunächst eine auffallende Beschleunigung der Plasmaströmung, sodann trat eine normale Plasmolyse ein; diese ging jedoch bald zurück. Die Semipermeabilität der Vacuolenmembran und Plasmahaut wird von schweren Metallsalzen ebenso wie von Mineralsäuren rasch aufgehoben. Ebenso plasmolysierte diese Lösung Zellen der Wurzelspitze von Vicia faba und Soja hispida. Was bewirkt nun die Plasmolyse im Kern? Ich habe gefunden, dass der Kern ebenso wie das Cytoplasma sich kontrahiert, dass

dabei jedoch im Kerne zahlreiche neue Vacuolen entstehen, welche vornehmlich in den Knoten des Kernreticulums liegen und höchst wahrscheinlich eigentlich in den Chromatinkörperchen entstehen. Eben diese Vacuolen haben bei Frank Schwarz die irrtümliche Deutung gefunden, dass es Stellen des ursprünglichen, jetzt aufgelösten Chromatins seien. Seine Fig. 116 Taf. III (l. c.) ist also ganz richtig, nur ihre Erklärung falsch. Dasselbe gilt auch für Monokaliumphosphat. Hier weist Zimmermann darauf hin, dass die schaumartige Struktur der Kerne eine mit einer langsamen Absterbung verbundene Degenerationserscheinung sein kann. Wie wir gesehen haben, spielen dabei chemische Wirkungen keine Rolle.

Anderseits werden als „mikrochemische" Methoden bezeichnet, welche zu ganz irrtümlichen Folgerungen führen können. Die verschiedenen Artefacte, welche einzelne Phasen der Lösungs- und Entmischungsprozesse vorstellen, wie sie z. B. van Wisselingh (I) eingehend beschreibt und die man mit beliebigen colloiden Körpern erhalten kann, sind in ihrem wissenschaftlichen Wert mehr als verdächtig. Trotzdem sind die „mikrochemischen" Methoden, wie dieselben besonders Zacharias ausgebildet hat, ungemein wertvoll, denn manche Fragen, welche bei Benutzung der Tinktionsmethoden, die natürlich mit Mikrochemie nichts Gemeinsames haben, nur aufgeworfen werden, können meist nur mikrochemisch gelöst werden.

Experimente wurden bisher nicht allzu sehr in karyokinetischen Fragen zu Hilfe genommen. Doch wurden schon sehr wichtige Resultate gewonnen, es darf nur auf die Arbeiten von O. und R. Hertwig, Samassa, Ziegler und Morgan hingewiesen werden. Nichtsdestoweniger bleibt noch experimentellen Methoden ein weites Feld offen, auf dem man manches lösen wird, wo nach Ursachen gefragt wird. Mit einigem Recht kann man übrigens auch aus rein topographischen Erscheinungen auf ursächliche Beziehungen schliessen. Wenn z. B. mit einer topographischen Eigentümlichkeit auch ein typischer Prozess zusammenhängt, der unter normalen topographischen Verhältnissen und sonst gleichen Bedingungen ausbleibt, kann man mit grosser Wahrscheinlichkeit auf ursächliche Beziehungen Schlüsse ziehen, nur wenn man ein grosses Vergleichsmaterial hat. Die Natur selbst macht Experimente (cf. O. Hertwig I, p. 62 ff).

Von phylogenetischen Spekulationen habe ich in dieser Arbeit Abstand genommen. Nicht weil ich der Phylogenie einen wissenschaftlichen Wert gänzlich absprechen möchte, sondern darum, weil in phylogenetischen Fragen, welche Kernteilung und dabei auftretende Gebilde und Prozesse betreffen, mehr als anderswo experimentelle Untersuchungen als Vorarbeiten ausgeführt werden müssen; denn wenn z. B. sich zeigen wird, dass das Centrosom im Cytoplasma ganz neu, also nicht aus seinesgleichen, entstehen kann, so werden phylogenetische Fragen über das Centrosoma ganz anders lauten als heute. In dieser Beziehung ist neben älteren Arbeiten von O. und R. Hertwig die neue von Morgan (I) sehr wichtig. Übrigens kann die Phylogenie das Wesen der Kern- und Zellteilung nicht im mindesten erklären.

Die einzelnen Aufsätze dieser Arbeit waren schon niedergeschrieben, als ich das Buch von A. Fischer[1]) zu lesen bekam. Die Aufgabe des Werkes, die Fixierung und Färbung des Protoplasmas auf eine sichere Basis kritisch zu stellen, ist nicht zu unterschätzen. Ebenso die wohl definitive Zurückweisung der Versuche, den Bau des Protoplasmas monomorph zu erklären. Doch halte ich Fischers Versuch, die achromatische Figur überall auf vitale Selbst- oder Fremdstrahlung zurückzuführen, sowie seine Anschauungen über das Centrosoma für verfehlt. Dass besonders die „Polstrahlung" s. str. oft vitale Selbststrahlung wirklich ist, scheint auch mir wahrscheinlich zu sein. Schon dies ist jedoch ein wichtiges Ergebnis, welches die Angaben über das Vorkommen von Strahlungen in ihrem Wert nicht herabsetzt. Denn die Strahlung spricht für eine aktive Beziehung ihres Zentrums zum Cytoplasma oder deutet überhaupt auf Vorgänge hin, welche sich regelmässig abspielen und stoffliche Translokationen oder Transformationen als Ursache und Folge haben. Ich werde meine diesbezüglichen Erfahrungen später publizieren. Die meisten und wichtigsten Gebilde der achromatischen Elemente während der Kernteilung vermag jedoch die Hypothese der Selbst- und Fremdstrahlung nicht zu erklären. Zwischen Fischers künstlichen Spindelfiguren und den

[1]) Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

meisten wirklichen Teilungsfiguren besteht überhaupt nicht einmal die äussere Ähnlichkeit.

Die von Fischer angeführte und diskutierte Litteratur scheint mir einigermassen einseitig ausgewählt zu sein. Wie kommt es z. B., dass die wichtige experimentelle Arbeit von Ziegler über Zellteilung ohne Chromosomen fehlt? Dieselbe giebt doch einen experimentellen Beweis, dass das Centrosoma als aktives, auf irgendwelche Weise bei der Teilung wirksames Element aufzufassen ist. Ebensowenig fanden die wichtigen morphologischen Arbeiten z. B. von Vejdovsky, Erlanger, Sobotta, Behrens etc. Berücksichtigung. Dass hingegen Guignards Arbeit [1]) lebhaft diskutiert wird, scheint mir bei einem prinzipiellen Gegner der Centrosome ganz begreiflich zu sein. Schliesslich lässt sich auch Fischers Erklärung, warum Polstrahlungen eben an Polen erscheinen, die in der Teilungsachse liegen, sowie seine Hypothese, dass die Chromosomen durch einfaches Wachstum des Protoplasmas auseinander weichen, in den meisten Fällen nicht anwenden. Es giebt viele Fälle, wo die Kerne nicht am intensivsten in der Teilungsrichtung wachsen, ebenso weichen bei vielen zoologischen und botanischen Objekten Chromosome auseinander, ohne dass die sich teilende Zelle überhaupt wächst oder sich vergrössert. Wäre Fischer Vejdovskys und Mrázeks Arbeit [2]) bekannt, hätte er sicher nicht die gar nicht bewiesene Hypothese über das Wesen der polaren Centren und ihrer Strahlung aufgestellt. Denn im Rhynchelmisei teilen sich Centrosphären, obzwar noch der Kern gar nicht in den Mutterperiplast eingedrungen ist. Im ganzen erscheint mir Fischers Erklärung der kinetischen Prozesse viel hypothetischer und unbewiesener als andere diesbezügliche Hypothesen oder der blinde Glaube, dass alles so in vivo ist, wie man es an Präparaten sieht.

In der vorliegenden Arbeit werden nur formale Veränderungen und topographische Beziehungen beschrieben. Experimente werden nur hie und da erwähnt, so weit sie zur vorläufigen Erklärung nötig sind.

---

[1]) Guignard, L., Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. des sciences naturelles. Bot. 8. sér., T. V.

[2]) Vejdovsky und Mrázek, Centrosom und Periplast. Sitzungsber. der Kön. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1898.

I. Über die sogenannte Polstrahlung.

Kostanecki (I) hat in seiner bekannten Arbeit einer eingehenden Untersuchung die Veränderungen unterzogen, welche während der Kern- und Zellteilung im Cytoplasma des Ascariseies vor sich gehen. Er ist zu dem Resultate gekommen, dass die von den Polen resp. Centrosomen in das Cytoplasma ausstrahlenden Fäserchen nicht nur gesetzmässig entstehen, sondern auch gesetzmässig verteilt sind und ganz bestimmte Veränderungen und Bewegungen während der Kinesis ausführen. Zur Zeit der Prophasis reichen zahlreiche Fäserchen über den Äquator hin, wodurch eine Durchkreuzung derselben zu stande kommt. Zu Ende der Äquatorialstellung reichen diese Fasern nur zum Äquator, die Zelle erscheint von zwei Radiensystemen ausgefüllt, die von den Centrosomen ausstrahlen, ganz symmetrisch gestaltet sind und zur Symmetrieebene diejenige des Äquators haben. Hierdurch wird eine innere Teilung der Zelle zu stande gebracht, welche der Verteilung der Chromosomen vorgeht. Da je zwei von den Centrosomen ausgehende Fäserchen an ihren distalen Enden zusammentreffen, lässt sich theoretisch folgern, dass diese Radienpaare durch Längsteilung je einer ursprünglichen Faser entstanden sind, dass während der Prophasis bis zu Ende der Äquatorialstellung eine Bewegung dieser Radienpaare vor sich geht, welche hauptsächlich in einem Gleiten an der Zellenperipherie besteht, bis ein Gleichgewicht erreicht wird, welches sich in der formalen Symmetrie offenbart.

Der von Erlanger gegen Kostaneckis Resultate geltend gemachten Vorwürfe ungeachtet, muss hier zunächst bemerkt werden, dass in solchen pflanzlichen Zellen, die eines Centrosoms entbehren, sich die Verhältnisse anders gestalten müssen. Die Längsteilung der Radien kann hier z. B. nicht vor sich gehen, wie sich sicher aus ihrer Entwicklung ergiebt. Dennoch ist es sehr auffallend, dass es hier überhaupt ein Radiensystem giebt, welches sich ganz gut mit der Polstrahlung der mit Centrosomen begabten Zellen vergleichen lässt. Es sind dies die vom Pole gegen die Peripherie verlaufenden Fasern, welche sich meist hier an das Ektoplasma anheften. Strasburger hat solche öfters beschrieben und abgebildet, ebenso seine Schüler in den klassischen „Cytologischen

Studien" (Pringsh. Jahrb. Bd. XXX.), ihrer Bedeutung wurde unlängst von Miehe (I) eine eingehendere Betrachtung geschenkt. Ich habe dieselben (Němec I) im Jahre 1897 ebenfalls erkannt und ihre Rolle zu bestimmen versucht. Unlängst habe ich eine neue Bearbeitung dieser Fäserchen vorgenommen und zwar an Präparaten, die nach vorgehender Tanninbeizung mit Safranin, Gentianaviolett oder Smaragdgrün tingiert wurden.

Ich habe zur Schilderung der typischen Polstrahlung und ihrer Veränderung während der Kernteilung Zellen des Periblems der Wurzelspitze von Allium cepa erwählt, und zwar aus einer 0,7—0,9 mm vom Vegetationspunkte entfernten Partie, da hier die Teilung sehr klar und regelmässig verläuft. Der Kern nimmt hier das Centrum der Zelle ein, ist gewöhnlich ovoider Form, nicht selten etwas nierenförmig gestaltet, sein längster Durchmesser fällt gewöhnlich mit der längeren Achse der prismatischen Zelle zusammen (Fig. 1). Zur Zeit, wo das Chromosomenband ungefähr seine definitive Dicke erreicht hat, erscheint um den Kern herum ein intensiver tingierbares, gewöhnlich körniges Plasma. Nicht selten ist dieses Plasma an den Polen[1]) mächtiger entwickelt als an der übrigen Peripherie des Kernes. Und eben an den Polen gewahrt man zuerst die Fäserchen der Polstrahlung. In dem dichten Plasma erscheinen kurze Fäserchen, die zunächst oft unregelmässig gerichtet sind, später jedoch sich verlängern und gegen den Äquator geneigt in das Cytoplasma zur Zellenperipherie auswachsen. Dieselben differenzieren sich also ganz spontan, ohne aus Ihresgleichen durch Teilung zu entstehen. Wenn man ein solches Stadium von oben (also in der Richtung der späteren Teilungsachse) betrachtet, so sieht man die Fäserchen zunächst unregelmässig, später jedoch meist radiär vom Kern ausstrahlen. Diese Regelmässigkeit tritt besonders dann schön auf, wenn die Fäserchen — oder wenigstens die meisten von ihnen — das Ektoplasma erreicht haben. Zu dieser Zeit reichen die meisten Fäserchen über den Äquator hin, knüpfen an das Ektoplasma an, welches an dieser Stelle ein winziges Knöpfchen bildet. Ein solches Stadium, welches schon vor dem Erscheinen des hyalinen, den Kern umgebenden und besonders an

[1]) Es werden hier die Pole der später zur Bildung gelangenden achromatischen Figur gemeint, nicht die Pole der Chromatinanordnung, welche zur Teilungsfigur hier in keiner regelmässigen Beziehung stehen.

den Polen entwickelten Plasmas (der Kürze wegen werde ich es auch hier als hyalinen Periplast bezeichnen) konstatiert werden kann, ist in Fig. 1 dargestellt. Alle Fäserchen, die in diesem Stadium entwickelt sind, sind gegen den Äquator gerichtet, die meisten reichen jedoch weit über denselben und inserieren sogar hinter dem zweiten Kernpole. Was die früheren Stadien betrifft, verweise ich auf meine schon publizierten Abbildungen (Němec IV).

Untersucht man dann Zellen, in denen der hyaline Periplast völlig entwickelt ist oder sogar schon gestreift erscheint, sieht man, dass die vom Pole gegen die Zellenperipherie verlaufenden Fäserchen nicht mehr so lang sind, deshalb auch nicht so weit über den Äquator reichen (Fig. 2). Dennoch ist die Durchkreuzung der von entgegengesetzten Polen verlaufenden Fäserchen ganz gut zu beobachten; desgleichen noch im folgenden Stadium, wo die Kernmembran verschwunden ist und die Chromosomen einen unregelmässigen Knäuel bilden. Die Orte, an welchen die Fäserchen an das Ektoplasma anknüpfen, erscheinen bedeutend zu dem Äquator näher gerückt. Das tritt dann besonders auffallend während der eigentlichen Äquatorialstellung auf, wo man fast keine Durchkreuzung der Fäserchen mehr feststellen kann (Fig. 4).

Hier muss jedoch hervorgehoben werden, dass ich zu dieser Schilderung nur einfache und regelmässige Figuren erwählt habe, und dass durch schiefe Stellungen der Pole oder unregelmässige Lage des Zellkernes kompliziertere oder unregelmässige Verhältnisse auftreten, sowie durch optische Täuschungen scheinbare Abweichungen auftreten können. Andererseits herrschen wie in allen Lebenserscheinungen besonders hier individuelle Verschiedenheiten, so dass die angeführten Thatsachen eben nur auf die beobachteten Fälle sich beziehen, oder als Regeln betrachtet werden können, von denen es im speziellen zahlreiche Abweichungen geben kann.

Während der Metakinesis sieht man selten über den Äquator reichende Fäserchen (schiefe Figuren ausgenommen). Die von dem Pole ausstrahlenden Radien befinden sich also lediglich in der zu demselben gehörenden Zellenhälfte. Immerhin liegen in prismatischen Zellen, wie man solche vorwiegend im Periblem der Alliumwurzel findet, die Insertionspunkte der Radien an den Längswänden (Fig. 5), auch dann, wenn die Chromosomen den Pol erreicht haben (Fig. 6).

Betrachtet man ein solches Stadium von oben, sieht man ganz gut, wie die Fäserchen gruppenweise vom Pole ausstrahlen und öfters an ihrem Ende pinselförmig auseinander gehen (Fig. 9).

Die Chromosomen treten nach erfolgter Metakinesis dicht zusammen, um sich zu neuen Tochterkernen zu rekonstruieren. Da begegnet man oft Figuren, wo die Fäserchen der Polstrahlung auch an den Querwänden (Antiklinen) der Zellen inserieren (Fig. 7), ja es kann zur Zeit der späten Anaphasis dazu kommen, dass die meisten Fäserchen hier an das Ektoplasma anknüpfen. Sie strahlen von der Polseite der Tochterkerne aus, welche hier gewöhnlich, jedoch nicht immer, eine Vertiefung aufweisen (Fig. 10). Zu dieser Zeit ist die Strahlung am auffallendsten und sehr leicht zu sehen. Wenn die Scheidewand fertig ist, ist dieselbe bereits verschwunden. Dann kann man fast immer an den Polen der Tochterkerne granuläre Plasmaanhäufungen konstatieren, die teilweise als Umwandlungsprodukt der Polstrahlung gedeutet werden könnte. Natürlich ist diese Deutung eine ziemlich wenig begründete. Wenn jedoch überhaupt Fäserchen im Plasma verschwinden sollen, so werden sie zunächst granulär (vgl. Němec V), und die Körnchenreihen zerfallen schliesslich in eine körnige Masse. Experimentell kann dieser Vorgang durch Einwirkung von Chloroform, Plasmolyse oder durch submaximale Dosen einiger Gifte ($CuSO_4$) hervorgerufen werden. Es hat demnach einige Wahrscheinlichkeit für sich, dass das erwähnte an den Polen der Tochterkerne angesammelte granuläre, stärker tingierbare Plasma aus zerfallenen Radien der Polstrahlung entstehen konnte. Den Prozess selbst gelang es mir leider nicht zu konstatieren, was sich ja leicht begreifen lässt, denn die Fäserchen liegen selbst an der Grenze des Sichtbaren und auch das normale Cytoplasma zeigt zahllose Granula in den Vacuolenwänden eingebettet. Ein Teil des körnigen Plasmas stammt jedoch von der ursprünglichen Ansammlung her und ein anderer entsteht aus einigen Fasern der Spindel selbst.

Es wurde schon erwähnt, dass Kostanecki ein Gleiten der Radien an der Zellenperipherie während der Kernteilung zur Erklärung der in aufeinanderfolgenden Stadien verschiedenartig aussehenden Anordnung der Polstrahlen angenommen hat. Ob es sich wirklich so verhält, das liesse sich nur durch direkte Beobachtung an lebenden Objekten feststellen. Ich habe die Teilungs-

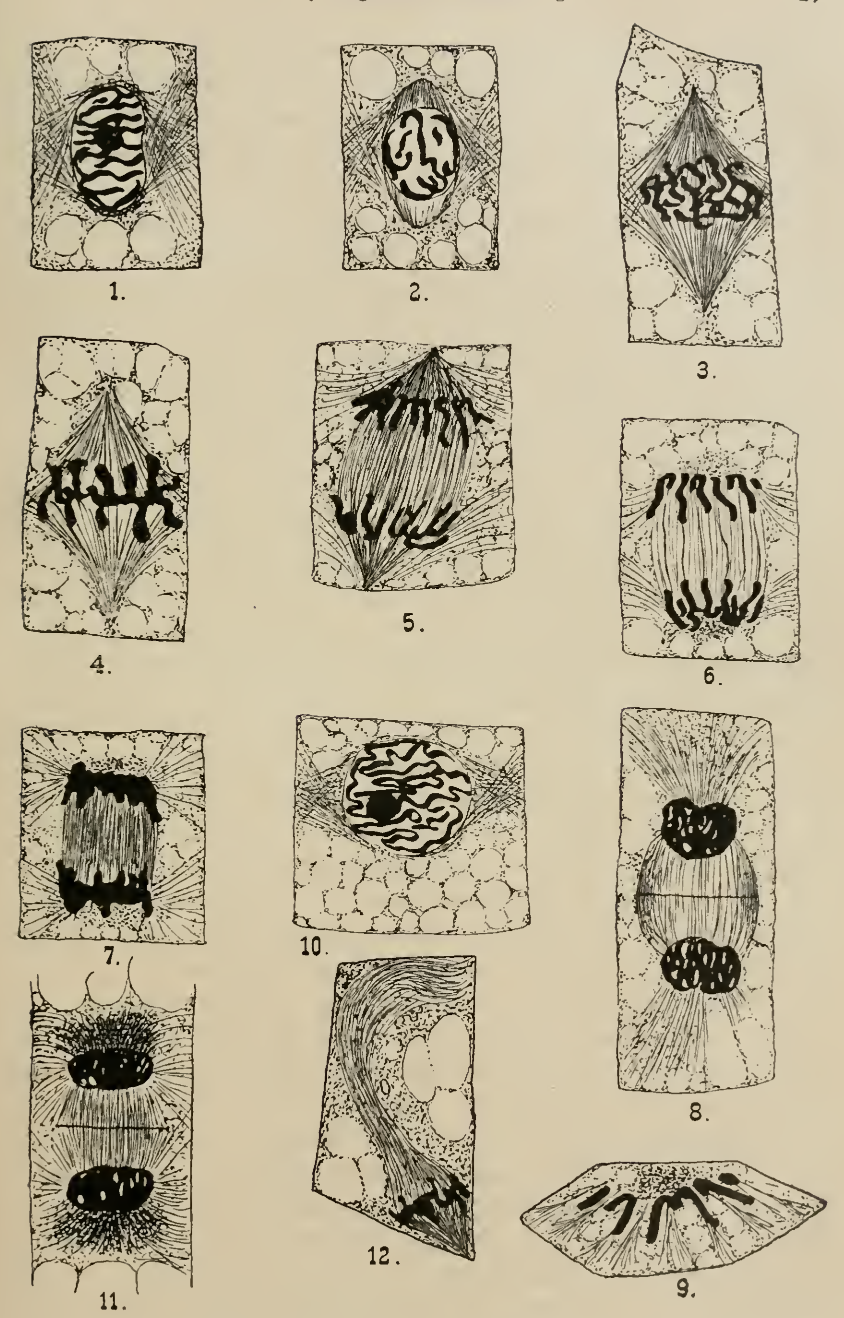


Fig. 1—9. Aus dem Periblem, Fig. 10 aus dem Hypoderm der Wurzelspitze von Allium cepa. Fig. 11. Aus der Wurzelspitze von Ceratopteris thalictroides. Fig. 12. Aus dem Plerom des Stämmchens von Mnium cuspidatum. (Nähere Erklärung im Text.)

vorgänge in den Pollenmutterzellen von Larix europaea in vivo untersucht und es wurde mir dabei höchst wahrscheinlich, dass die Radien ihre Lage sowie ihren Insertionspunkt an der Ektoplasmaschicht verändern können. Die Sache bedarf jedoch einer weiteren Untersuchung.

Es wäre auch möglich, das veränderliche Aussehen der Polstrahlung so zu erklären, dass während die Teilungsprozesse vor sich gehen, alte Radien verschwinden und neue gebildet werden und zwar auch in neuen, bestimmten Richtungen. Warum es schwer ist, den Zerfall oder das Schwinden der älteren Radien festzustellen, habe ich schon erwähnt. Andererseits ist es wichtig, dass man überall kurze, nicht bis zum Ektoplasma reichende Fäserchen in der Polstrahlung beobachten kann, welche man eben für die neu heranwachsenden, sich dem Ektoplasma nähernden oder von ihm trennenden Radien halten kann. Durch diese Annahme liesse sich ganz einfach das Verhalten der Polstrahlung während der kinetischen Vorgänge erklären, ohne dass man das Gleiten zu Hilfe nehmen müsste. Das Gleiten scheint mir auch deshalb nicht allzu wahrscheinlich zu sein, weil besonders während der Prophasis, wo allerdings die Veränderungen der Polstrahlung nicht so gross sind, sich das Cytoplasma in einer auffallenden physikalischen Ruhe befindet.

Natürlich gilt das eben Gesagte nur für die Zellen der vegetativen Gewebe der Gefässpflanzen und auch hier vielleicht nicht allgemein. Doch lassen z. B. Osterhouts (I) Figuren die Annahme zu, dass sich bei den von ihm untersuchten Sporenmutterzellen von Equisetum ähnliche Veränderungen der Polstrahlung abspielen, wie bei Allium. Ich habe die Polstrahlung im vegetativen Gewebe zahlreicher Gefässpflanzen auffinden können, bisher habe ich nur bei Azolla coroliniana (Wurzelspitze) umsonst danach gesucht.

Auffallend ist bei der Polstrahlung der Umstand, dass die zum Ektoplasma verlaufenden Fäserchen selten gerade sind, vielmehr ausgebogen, wie es schon Osterhout (l. c.) beschrieben und abgebildet hat. Öfters schien es mir, dass sich in ihrer Richtung die Tendenz kundgiebt, senkrecht auf die Ektoplasmaschicht oder während der Anaphasis auf die Kernoberfläche stehen zu kommen. Dadurch liesse sich gut erklären, warum die Fäserchen oft gekrümmt erscheinen müssen. Fig. 11 zeigt eine Anaphasis aus dem Dermatogen der Wurzelspitze von Ceratopteris thalictroides. Von

den Tochterkernen strahlen besonders an der Polfläche zahlreiche Fäserchen aus, die sowohl an der Kernoberfläche als auch an der Ektoplasmaschicht senkrecht stehen. Anders verhalten sich nur die gegen den Äquator verlaufenden Fäserchen, welche jedoch nicht der eigentlichen Polstrahlung angehören, da sie später zur Bildung der Scheidewand herangezogen werden. Jedoch lässt sich das Prinzip der senkrechten Stellung der Fäserchen nicht überall streng durchführen, meist auch nicht darum, weil man das Ende und die Anknüpfung derselben nicht immer sehen kann. Doch ist die ganze Frage sehr interessant, da, wenn wirklich der senkrechten Stellung der Fäserchen eine allgemeinere Verbreitung zukommt, sich manche Erscheinungen viel exakteren Erklärungsversuchen unterziehen lassen könnten.

Über die Bedeutung der Polstrahlung will ich einiges im letzten Kapitel bemerken. Hier will ich nur noch darauf aufmerksam machen, dass an nicht ganz gut fixierten Präparaten dieselbe in Prophasisstadien in der Äquatorialzone der Zelle als dichter, intensiv tingierbarer Ring erscheint, desgleichen auch an sonst guten Präparaten, wenn man dieselben bei schwacher Vergrösserung untersucht. Sonst ist sie besonders schön am Anfange der Anaphasis zu konstatieren.

Es fragt sich jetzt, ob die Fäserchen, welche ich unter dem Namen Polstrahlung zusammengefasst habe, ein einheitliches, immer distinktes Radiensystem vorstellen. Das ist wohl nicht der Fall. Sie gehören überhaupt zur achromatischen Teilungsfigur, bestehen aus Plastin und sind nur topographisch charakterisiert. Besonders überzeugend ist dies da, wo die Chromosomen von einer äusseren Spindel umgeben werden, wie dies für Larix (Pollenmutterzellen) gilt oder wie es im Zentralzylinder einiger Laubmoose (Polytrichum, Mnium) vorkommt. Da gehen die diese äussere Spindel bildenden Fäserchen allmählich in die Fasern der Polstrahlung über, und dies thun eigentlich auch die Fäserchen der Polstrahlung und die Verbindungsfasern bei Ceratopteris (cfr. Fig. 11). Man sieht hier also ganz gut, dass sich eine strenge Begrenzung der Polstrahlung gegen die übrigen achromatischen Elemente der Teilungsfigur nicht durchführen lässt. Es wird sich im Weiteren zeigen, dass sich die Fäserchen der Polstrahlung auch nicht durch die ihnen vermutlich zukommende Funktion von den Fasern der eigentlichen achromatischen Spindel überall unterscheiden.

II. Über die Polarität des Zellkerns.

Rabl (I) hat auf eine merkwürdige Erscheinung hingewiesen, die in tierischen Zellen im Stadium des späten Spirems auffallend wird und in einer gesetzmässigen Orientierung der Chromosomen und einer bestimmten Lage des Centrosoms besteht. Die in der Mitte geknickten Chromatinschleifen neigen mit ihren Schlingen annähernd zu einem Punkte zusammen, der als das Polfeld bezeichnet wird. Hier befindet sich auch meist das Centrosoma. Nachdem Strasburger (I) eine ähnliche Erscheinung für die pflanzlichen Kerne konstatiert hatte, wurde die polare Anordnung von zahlreichen Forschern gesehen und erwähnt.

Doch muss hier ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die polare Anordnung auch an demselben Objekt nicht in allen Kernen während der Prophasis auftritt und in Kernen mancher Pflanzen überhaupt nicht zu finden ist. Das betrifft z. B. Pflanzen, welche winzige und kurze Chromosomen aufweisen (Roripa). Am besten ist eine regelmässige Polarität bei Pflanzen zu sehen, welche grosse Kerne und lange schleifenförmige Chromosomen haben (Allium, Vicia). Aber auch bei diesen Pflanzen findet man während der Prophasis alle möglichen Übergänge von einer typischen Polarität bis zu einer ganz unregelmässigen Anordnung der Chromatinschleifen.

Schon diese Umstände scheinen mir darauf hinzuweisen, dass die Polarität des Zellkerns keine prinzipielle Bedeutung für die Kernteilung oder Struktur des Zellkerns hat. Ich versuchte es deshalb, aufzufinden, womit es zusammenhängt, dass man bei derselben Pflanze, in demselben Gewebekomplex einmal eine regelmässige polare, das anderemal eine scheinbar ganz unregelmässige Anordnung der Chromosomen trifft. Die nachfolgenden Angaben beziehen sich auf Wurzelspitzen von Allium cepa und Vicia faba.

Es sei zunächst konstatiert, dass während der Prophasis die Polarität des Zellkerns in keiner regelmässigen Beziehung zur Teilungsachse steht. In Fig. 16 stimmt der Pol und Gegenpol des Zellkerns mit den Polen der späteren Teilungsfigur überein, wie das aus den weiteren Teilungen dieser Zellenreihe, sowie aus der Plasmaanordnung zu folgern ist. Auch in Fig. 13 sind die

Chromosomen polar angeordnet, doch steht die Achse dieser Polarität senkrecht auf der Teilungsachse. Dies wären die regelmässigen Fälle, wo die beiden Achsen zusammenfallen oder auf einander senkrecht stehen. Daneben findet man jedoch häufig Zellen, in welchen die Kernpolarität schief gegen die Zellachsen sowie die Teilungsrichtung orientiert ist. So ist es in den Fig. 15 und 17.

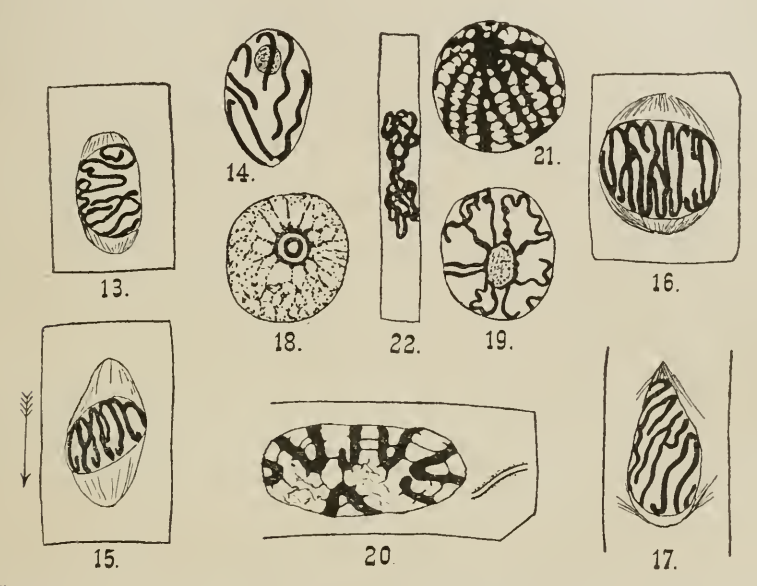


Fig. 13—21 aus dem Periblem, Fig. 22 aus dem Plerom der Wurzelspitze von Allium cepa.

Die Fig. 15 zeigt einen Fall, wo der hyaline Periplast schon ganz entwickelt ist, seine längere Achse ist durch den danebenstehenden Pfeil angegeben. Die Achse der Kernpolarität verläuft jedoch fast diagonal gegen die Hauptachsen der Zelle. Man kann alle möglichen Winkel feststellen, die die Polaritäts- mit der Teilungsachse schliesst, woraus wohl sicher zu entnehmen ist, dass die beiden Richtungen in keiner gesetzmässigen gegenseitigen Beziehung stehen.

Die polare Anordnung der Chromosomen lässt sich schon im Spiremstadium feststellen. Wenn dann die Chromatinschleifen in einzelne Chromosomen zerfallen, was dadurch geschieht, dass an einem Kernpole die Kontinuität der Schleife an einigen Stellen verloren geht, hat man Chromosomen vor sich, welche polar orientiert sind.

Die Polarität erscheint nicht in allen zur Teilung sich be-

reitenden Kernen. Am besten und häufigsten entwickelt ist dieselbe in jungen Kernen derjenigen Zone, wo die Teilung am intensivsten vor sich geht. Hier stimmt die Achse der Kernpolarität auch am besten mit der Richtung der Teilungsachse überein. In Zellen, die vom Vegetationspunkt weiter entfernt liegen, also in „älteren“ Zellen, die schon eine längere Ruheperiode aufweisen, ist eine typische Polarität viel seltener anzutreffen. Hie und da findet man Kerne mit Spuren einer Polarität, anderswo lässt sich dieselbe gar nicht auffinden. Die Chromatinschleifen verlaufen da ganz unregelmässig. Und da kommt es sehr häufig vor, dass die Schleifen radiär um den Nucleolus verlaufen (Fig. 19).

Eben dieser letzte Fall hat mich zu dem Gedanken gebracht, dass die Anordnung der Chromatinschleife von der Anordnung des Kernreticulums abhängig ist. Denn es ordnet sich das Kernreticulum in älteren Zellen so, dass es radiär vom Nucleolus zur Peripherie verläuft. Den Anfang einer solchen Anordnung sieht man in Fig. 18. Später sammeln sich die Chromatinkörnchen an der Oberfläche des Nucleolus und dicht unter der Kernmembran an. Wenn sich nun während der Prophasis das Chromatinband entwickelt, verläuft es meistens unregelmässig unter der Kernmembran und an dem Nucleolus; der übrige Teil verläuft radiär vom Nucleolus zur Kernperipherie (Fig. 19).

Wenn man der Art und Weise gedenkt, wie sich die Tochterkerne nach der beendigten Metakinesis überhaupt rekonstruieren, so sieht man, dass die Anordnung der Tochterchromosomen, welche zumeist die Form von J oder U besitzen, polar angeordnet sind, d. h. ihre Knickungen befinden sich an einem Pole, die Schenkel der einzelnen Chromosomen verlaufen meist parallel oder meridional. Zuweilen fliessen die nach innen gebogenen Schenkel zusammen (Fig. 21), oder alle Schenkel bleiben an der Peripherie des sich rekonstruierenden Kernes (Fig. 20). In diesem Stadium beginnen die Chromosomen pseudopodienartige Fortsätze oder Dörnchen (Fig. 20) auszusenden; diese Fortsätze treffen gegenseitig zusammen und bilden so feine Anastomosen, in welche dann auch die befreiten Chromatinkörnchen aus den Schleifen einwandern. So entsteht das Kernreticulum. Wenn sofort nach einer derartigen Rekonstruktion eine neue Teilung vor sich geht, wie es in der Zone der intensivsten Teilung der Wurzelspitze vorkommt, wandern die Chromatin-

körnchen an jene Stellen, wo sie sich ursprünglich in dem Tochterchromosom befanden; es ist eine Umkehrung derjenigen Vorgänge, die sich während der Anaphasis abspielen.

Während des Wachstums der Zelle und ihrer Differentiation lagert sich nach übereinstimmenden Angaben von Schwarz, Rosen, Zacharias u. s. w. auch der Inhalt des Zellkernes und besonders das Reticulum mannigfaltig um. Dadurch geht auch die Möglichkeit einer Polarität mehr und mehr verloren, so dass wir in älteren Zellen oder in denjenigen, welche eine längere Ruheperiode durchzumachen hatten, nur Spuren einer Polarität (Fig. 14) oder eine ganz unregelmässige Anordnung während der Prophasis treffen, schliesslich jedoch lässt sich an markanten Fällen feststellen, dass diese Anordnung der Anordnung des Kernreticulums entspricht, wie dies z. B. besonders schön in Kernen mit radiär um den Nucleolus herum angeordnetem Reticulum vorkommt.

Ich meine also, dass die Form und Lagerung des sich während der Prophasis ausbildenden Chromatinbandes mit der Anordnung des Kernreticulums in Zusammenhang steht; je näher diese Anordnung derjenigen steht, welche während der Prophasis aus den polar angeordneten Tochterchromosomen entstanden ist, desto eher nähert sich das Spirem der polaren Anordnung und weiter auch die differenzierten Chromosomen. Verändert sich während der längeren Ruheperiode des Zellkerns die Anordnung seines Reticulums, tritt auch während der Prophasis keine reine Polarität der Chromatinelemente auf, es lassen sich vielmehr Beziehungen zwischen der jetzigen Anordnung des Kernreticulums und derjenigen der Chromatinschleife eruieren. So können wir eine unregelmässige Lagerung des Chromatins während der Prophasis überall da erwarten, wo die Form des Zellkerns während der Differentiation der Zelle sich auffallend verändert hat. Thatsächlich sind z. B. die Spireme in den Kernen der langgestreckten Pleromzellen fast immer die möglichst unregelmässigen (z. B. Fig. 22).

Es ist wohlbekannt, dass die Tochterkerne ihre ursprüngliche Lage gegen die Teilungsachse leicht verändern können. Ebenso dass die aufeinanderfolgenden Teilungen eines Kernes und seiner Abkömmlinge nicht in derselben Achse stehen müssen. Daraus lässt sich dann erklären, warum die Achse der Kernpolarität in keiner regelmässigen Beziehung zur Teilungsrichtung steht.

Wenn ich eben von kontinuierlichen Vorgängen gesprochen habe, die sich in sich zur Teilung bereitenden oder schon rekonstruierenden Kernen abspielen, so geschieht dies auf Grund von Kombinationen aus fixierten Präparaten. Die Fehler werden wohl bei zahlreichen Einzelbeobachtungen nicht allzu gross sein. Da ich öfters von intensiv sich teilenden oder eine längere Ruheperiode durchmachenden Zellen und Kernen gesprochen habe, so muss ich hier bemerken, dass ich die Verhältnisse, welche die Teilungsintensität der Kerne und Zellen betreffen, speziell experimentell, sowie auch durch Untersuchung der Verteilung der Teilungsfiguren in Wurzelspitzen klar zu legen versuchte, und dass ich darüber eine grössere spezielle Arbeit veröffentlichen werde. Hier sei nur vorläufig bemerkt, dass bei Equisetum, wo der Vegetationspunkt von einer Zelle eingenommen wird, diese Terminalzelle die höchste Teilungsintensität aufweist, so dass diese Intensität sowohl in der Wurzelhaube als auch gegen die oberen älteren Partien der Wurzel abnimmt. Anders verhält es sich bei Pflanzen, wo der Vegetationspunkt von mehreren Zellen gebildet wird, von denen keine als Terminalzelle bevorzugt erscheint. Die Teilungsintensität ist hier in dieser Zellengruppe sehr klein, öfters vielleicht gleich Null, sie steigt mit der Entfernung vom Vegetationspunkt sowohl in der Wurzelhaube als auch in der eigentlichen Wurzelspitze, erreicht da ein Optimum und sinkt wieder, bis sie erlischt. Untersucht wurden in dieser Beziehung Allium cepa, Vicia faba, Solanum tuberosum, Helianthus annuus etc. Die Verteilung der Teilungsintensität in der Wurzelspitze fällt natürlich gar nicht mit der Verteilung der Wachstumsintensität zusammen. Ehe diese ihr Optimum erreicht hat, ist jene schon ganz erloschen.

III. Die Kernteilung in der Wurzelspitze von Alnus glutinosa.

Die Präparate, deren Untersuchung Material für die folgenden Angaben geliefert hat, wurden aus Wurzeln von Alnus glutinosa hergestellt, welche dieser Baum öfters an alten Wurzeln oder unter Wasser gelegenen Stammstücken treibt. Dieselben sind 1,5—2 mm dick und treiben später wiederum 0,5—0,8 mm dicke Nebenwurzeln. Wachsen sie am Licht, so entwickelt sich in ihnen bekanntlich ein roter Farbstoff. Die Wurzeln, welche in schnellfliessendem Wasser

wuchsen, wurden an der Stelle sofort nach ihrem Abschneiden in Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure fixiert, später in toto mit Parakarmin oder als Schnitte mit Jodgrün-Fuchsin behandelt.

Die Kernteilungen, welche man in den Wurzelspitzen trifft, weichen prinzipiell gar nicht von den bekannten Typen der vege-

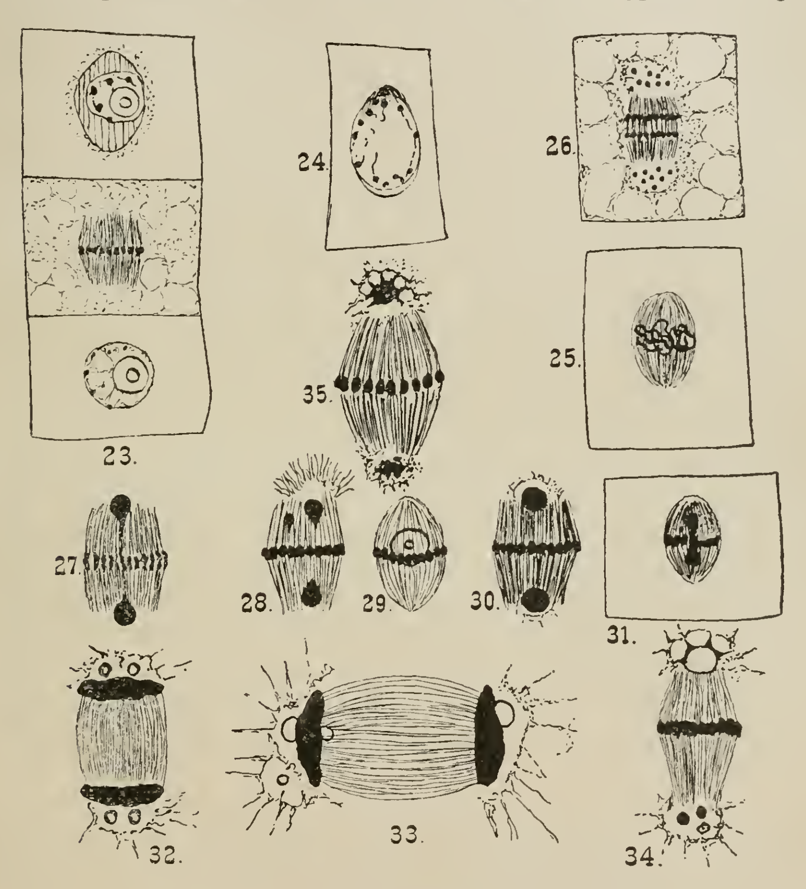


Fig. 23—35. Aus der Wurzelspitze von Alnus glutinosa.

tativen Teilung ab. Ich habe ihnen jedoch darum eine grössere Aufmerksamkeit gewidmet, weil das Verhalten des Nucleolus zu allgemeineren Betrachtungen Anlass giebt; denn er ist hier ziemlich gross und persistiert sehr lange während des Stadiums der Äquatorialplatte.

Aus der Anatomie der untersuchten Wurzeln sei hier erwähnt, dass dieselben triarch sind. Das Periblem ist mächtig entwickelt, zeigt grosse, nahe zum „Vegetationspunkt“ reichende Intercellularräume und wird aus zweierlei Zellenreihen gebildet. Die einen sind von einem granulierenden, zahlreiche kleine Vacuolen aufweisenden Plasma erfüllt, die anderen zeigen ein gelatinöses Plasma mit grossen, in geringer Anzahl vorhandenen Vacuolen. Ich habe besonders die Teilungen in Zellen untersucht, welche dicht vom Plasma erfüllt sind.

Das Chromotinband entwickelt sich nahe an der Peripherie der Kerne, um die Kerne sammelt sich ein dicht körniges Plasma an, in welchen auch öfters radiär vom Kerne verlaufende grobe Fasern zu unterscheiden sind. Der Nucleolus (1,6—2 μ im Durchmesser) ist ziemlich gross. Um den Kern herum bildet sich dann der hyaline Periplast aus, derselbe erscheint jedoch zunächst nur als zwei kleine, niedrige hyaline Kappen an den Polen (Fig. 24); ich habe schon an diesen jungen Stadien meridional verlaufende Fäserchen gesehen. Die ganze Spindelanlage wächst in die Länge, gleichzeitig erscheinen auch im Innern des hyalinen Periplastes Fäserchen, welche von der körnigen, den Periplast umgebenden Substanz auswachsen und bis zur Kernmembran sich verlängern (Fig. 23). Manche Spindelanlagen haben dann eine gewisse Ähnlichkeit mit denjenigen, wie ich sie für die Zellen der Wurzelspitze von Equisetum beschreiben werde, doch hat hier die Spindelanlage immer eine bestimmte, tonnenförmige Gestalt, auch wachsen die Fäserchen nicht vom Kerne aus. Es ist auch möglich, dass einige peripher entstehen und erst später ins Innere des Periplasts gelangen.

Unterdessen hat sich der Nucleolus ganz wenig verkleinert, die früher in ihm vorhandenen Vacuolen erscheinen meist kleiner oder sind vollständig verschwunden. Die Nucleolen können jetzt auch eine unregelmässige Form annehmen.

An Figuren, wo die Kernmembran soeben verschwunden ist, ist der Nucleolus noch enthalten. Das Chromatinband legt sich dicht an ihn (Fig. 25), damit kann auch seine unregelmässige Gestalt zusammenhängen. Zu dieser Zeit liegt der Nucleolus nicht immer streng in der Äquatorialzone. Dann zerfällt das lange Chromatinband in einzelne Chromosomen, welche zahlreich und

kurz stäbchenförmig sind. Dieselben ordnen sich in die Äquatorialzone an, der Nucleolus nimmt meist eine kugelige Form an (Fig. 29). Die Figur war bisher tonnenförmig, eigentlich ovoidal oder ellipsoidisch. Man kann leicht feststellen, dass bisher die Chromosomen mit den achromatischen Fäserchen nicht in Berührung getreten sind. Denn sobald dies geschieht, richten sich die Fäserchen gerade auf, die Figur wird aus einer dicentrischen (Fig. 23) zu einer polycentrisch-monaxialen, allerdings noch immer bipolaren (Fig. 23). Hiermit wird das Stadium der Äquatorial-(Kern-)platte erreicht, und dieses Stadium (Strophe) dauert höchst wahrscheinlich ziemlich lange. Dasselbe ist nämlich an den Präparaten sehr häufig zu treffen, wogegen die übrigen Stadien — die Prophasis mit erhaltener Kernmembran ausgenommen — viel seltener sind.

Was die Nucleolen betrifft, so findet man dieselben während der Strophe unter verschiedenen Umständen. Erstens zeigen dieselben hantelförmige Gestalt, welche ganz regelmässig von der Äquatorialebene halbiert wird (Fig. 31). Zweitens eine ebensolche Form aufweisende Nucleolen, wobei jedoch das Mittelstück sehr lang und dünn ist. Die keulenförmigen Köpfchen dieser Hantel liegen an den Polen und zwar ein wenig weiter als die Fäserchen reichen (Fig. 27). Drittens trifft man zu beiden Seiten der Äquatorialebene gleiche Nucleolenhälften, es kommen auch solche Fälle vor, wo es an einer Seite zwei kleinere Nucleolen giebt und an der anderen ein einziger grösserer sich vorfindet (Fig. 28). Viertens findet man an beiden Polen ganz gleich grosse Nucleolen (Fig. 30). Diese polar stehenden Nucleolen liegen in einem hellen Hofe, im körnigen, diesen Hof umgebenden Plasma ist zuweilen eine Strahlung zu konstatieren.

Schliesslich giebt es auch Figuren, wo an einem Pole ein ziemlich regelmässiger Nucleolus sich befindet, am anderen eine Anzahl von erythrophilen Körnchen, oder an einem Pole ein unregelmässiger von zahlreichen Körnchen umgebener Nucleolus, am anderen Pole die erwähnten Körnchen von hellen Höfen umgeben (Fig. 34, 35). Auch werden Stadien der Äquatorialplatte gefunden, wo an beiden Polen korrodierte, von Körnchen umgebene, kleine Nucleolen zu finden sind, oder schliesslich Figuren, wo es an den Polen gar keine Nucleolen oder Körnchen giebt, höchstens nur hyaline, dicht gedrängte Vacuolen (Fig. 34), weiter auch ein

normal körniges Cytoplasma. Es ist hier zu bemerken, dass man die lezten eben angeführten Verhältnisse meistens an Figuren vorfindet, welche eigentlich schon den Anfang der Metakinesis zeigen, nämlich eben sich trennende Tochterchromosomen.

Auch während der Metakinesis können an den Polen helle Felder mit erythrophilen Körnchen beobachtet werden (Fig. 26), nie jedoch habe ich in diesem Stadium Nucleolen an den Polen gesehen.

Nach der beendigten Metakinesis treten die Chromosomen dicht zusammen und bald erscheinen zwischen denselben Nucleolen, die an der Pol-, sowie Äquatorialseite hervorragen (Fig. 33). Das geschieht viel früher, als sich zwischen den Chromosomen der Kernsaft ansammelt und die Kernmembran erscheint. Es können jedoch auch am Pole der Chromosomenmasse freiliegende Nucleolen entstehen (Fig. 32), die vielleicht später in den Kern angenommen werden.

Mich haben am meisten bei den beschriebenen Teilungen in der Wurzelspitze von Alnus glutinosa die Nucleolen interessiert. Nachdem ich festgestellt habe, dass man nach der erfolgten Auflösung der Kernmembran immer noch einen Nucleolus auffindet, der allerdings ein wenig kleiner ist als ursprünglich (in Kernen mit erhaltener Membran), bin ich zur Überzeugung gekommen, dass auch die während der Strophe zuweilen zu beobachtende Teilung desselben ein regelmässiger Vorgang ist, ebenso dann die Auflösung resp. das Zerfallen der an den Polen liegenden Nucleolushälften.

Der ganze Vorgang lässt sich folgendermassen kombinieren: Während der Prophasis wird der Nucleolus ganz langsam aufgelöst, ein grosser Teil von ihm ist jedoch noch erhalten, wenn die Kernmembran zur Auflösung gelangt. Der Nucleolus stellt sich nun in die Äquatorialebene und teilt sich hier in zwei Hälften. Die hantelförmige Gestalt des Nucleolus, welche man zu dieser Zeit trifft, ist eben ein Ausdruck der vor sich gehenden Teilung. Die Nucleolushälften gelangen an die Pole (sie können zuweilen vorher noch in zwei Stücke zerfallen) und werden hier aufgelöst, wobei sie zunächst in kleinere erythrophile Körnchen zerfallen. Diese Auflösung muss nicht eben an beiden Polen gleichzeitig geschehen; meistens ist sie zu Beginn der Metakinesis schon fertig.

An der Stelle, wo der Nucleolus zur Auflösung gelangt, sieht man dann entweder die erythrophilen Körnchen oder dicht gedrängte helle Vacuolen. An derselben Stelle entstehen dann nach erfolgter Metakinesis neue Nucleolen und zwar bevor noch die neue Kernmembran erschienen ist.

Aus den beschriebenen Vorgängen lässt sich folgendes schliessen: Derjenige Teil des Nucleolus, welcher bis zur Auflösung der Kernwand sich erhalten hat, teilt sich während der Strophe, die Hälften gelangen an die Pole der achromatischen Figur und zwar bevor noch die Tochterchromosomen sich getrennt haben; die Nucleolushälften zerfallen an den Polen und werden schliesslich aufgelöst. Ob jedoch die in den Tochterkernen neu entstehenden Nucleolen wenigstens teilweise aus dem Produkte dieser Auflösung entstehen, lässt sich nicht sagen.

Dass ein solches Zerfallen und Auflösen des Nucleolus gut möglich ist, lässt sich auch an ruhenden Kernen zeigen. Es ist mir gelungen, durch experimentelle Eingriffe den Nucleolus zum Austritt aus dem Kerne zu zwingen (cf. Němec V, S. 22). Neulich habe ich das Schicksal dieses extranucleären Nucleolus weiter verfolgt und fand, dass derselbe in zahlreiche Körnchen zerfällt, welche schliesslich aufgelöst werden. Ich werde darüber an einem anderen Orte ausführlicher sprechen.

Was die Teilung der Nucleolen und ihre Bewegung an die Pole betrifft, muss hier ausdrücklich bemerkt werden, dass dieselben mit keinen achromatischen Fäserchen in Berührung stehen, dass sie sich also ganz frei bewegen, weiter dass sie an den Polen ganz regelmässig eben an diejenige Stelle gelangen, wohin später die geteilten Chromosomen zu liegen kommen. Diese Stelle liegt ein wenig hinter dem Ende der achromatischen Fäserchen.

Angaben, welche sich ebenso deuten lassen, wie die Vorgänge bei Alnus glutinosa findet man in der Litteratur nicht selten, jedoch ziemlich zerstreut. Die besten enthält die bekannte Arbeit von Rosen (I). Dass man die an den Polen stehenden Nucleolen leicht als Centrosomen deuten könnte, ist wohl begreiflich. Das hat z. B. wahrscheinlich Lawdowski (I) gethan. Im Schlusskapitel sollen meine Resultate zu allgemeineren Betrachtungen noch herangezogen werden.

IV. Über die Kernteilung in den Haaren von Primula obconica.

Ich habe bisher in vegetativen Zellen der Gefässpflanzen nur Teilungen in massigen, vielzelligen Gewebekomplexen untersucht. Vom theoretischen Standpunkt schien es mir sehr wichtig zu sein, auch Teilungen in ziemlich frei liegenden vegetativen Zellen zu untersuchen oder wenigstens in Zellen, die keinen Gewebespannungen unterliegen. Ein sehr geeignetes Material lieferten mir die drüsigen Haare von Primula obconica. Es wurden Haare von jungen Blütenknospen und Blütenstielen untersucht. Diese Haare bestehen aus einer einzigen Zellenreihe und stehen senkrecht von der Epidermis ab.

Die Zelle, welche dem Haare Ursprung giebt, wächst zunächst papillenartig über die Oberfläche der umgebenden Zellen; in diese Papille sammelt sich auch der grösste Teil des Protoplasmas an, während der untere, im Niveau der übrigen epidermalen Zellen liegende Teil von grossen Vacuolen eingenommen wird. Im oberen Teile befindet sich auch der Kern. Man kann auch hier Vacuolen konstatieren, die jedoch viel kleiner als die des unteren Teiles sind und keine gesetzmässige Lage haben (Fig. 38). In dieser Zeit hat sich im Kern das Chromatinband entwickelt; um den Kern gewahrt man einen hyalinen Periplast, an dem dann meridionale Streifen als erste Anlagen der achromatischen Spindel entstehen. Die weiteren Stadien verlaufen ganz typisch; von den scharfen Spindelpolen biegen auch in das Cytoplasma und zu der Ektoplasmaschicht feine Fäserchen aus, welche die Polstrahlung repräsentieren (Fig. 39). Die Chromosomen sind kurzstäbchenförmig. An den Polen der achromatischen Figur sammeln sich Leukoplaste oder grosse Granula an. Die Figur entwickelt sich von Anfang an senkrecht auf die Richtung der ersten Scheidewand und steht in dem papillenartigen Teile der Mutterzelle über der Oberfläche der Epidermis.

Der Teilungsprozess wiederholt sich dreimal und zwar so, dass sich immer die Endzelle teilt. Es giebt also keine intercalaren Teilungen. Bei den Teilungen scheint, so weit man es abschätzen kann, die obere Tochterzelle relativ mehr Protoplasma zu erhalten

als die untere. Die Figur ist von Anfang an bipolar, ellipsoidisch (Fig. 36); sehr selten fand ich sie in keulenförmigen Endzellen kugelig. Dennoch verliefen auch hier die Fäserchen meridional. In einem solchen Falle schien es mir, dass die Figur aus ringförmig gebogenen parallelen Fasern besteht, deren Centra an einer gemeinsamen Achse lagen (Fig. 37). Die Vacuolen waren nur insofern regelmässig angeordnet, als sich in der unteren Hälfte der

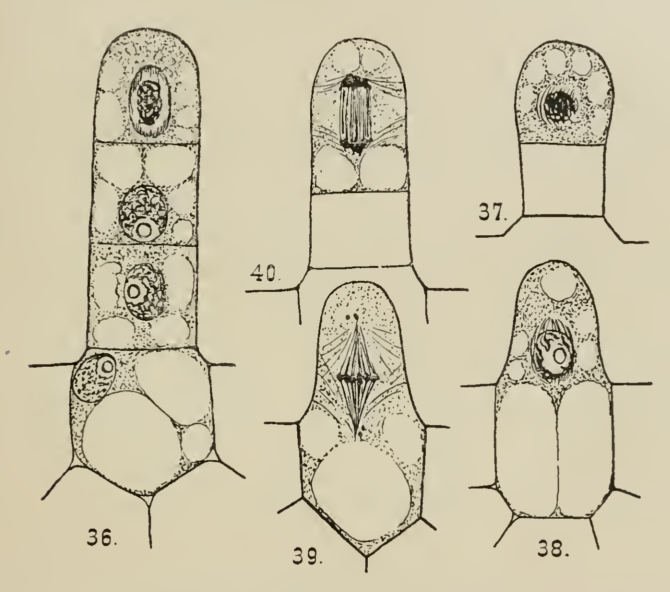


Fig. 36—40. Entwicklung eines Drüsenhaares am Blütenschaft von Primula obconica.

sich teilenden Zellen meist die grossen befanden, in der oberen die kleinen. Die Figur stand sowohl in der Prophasis (Fig. 38) als auch in der Metaphasis genau senkrecht auf der Fläche der sich später bildenden Scheidewand. Die Polstrahlung zeigte die typischen Veränderungen während der Teilung.

Ich habe auch Haare an etiolierten Ausläufern der Kartoffelknollen, die ebenfalls aus einer Zellenreihe bestehen, untersucht und fand dieselben Verhältnisse wie bei Primula obconica. Nie habe ich radiär oder multipolar angelegte Figuren zu Gesicht bekommen; überall war die Figur von Anfang an bipolar gestaltet.

Diesen Befunden kann eine gewisse Bedeutung nicht abgesprochen werden. Sie zeigen, dass auch in Zellen, die fast frei liegen oder wenigstens sicher keinen Spannungen unterliegen, die Figur monaxial-bipolar sich entwickeln kann. Ich habe mich bemüht, die Eigentümlichkeiten, durch welche sich typische Figurenbildung im vegetativen Gewebe der Gefässpflanzen auszeichnet, auf mechanische Faktoren, denen die Zelle unterliegt, zurückzuführen. Zug oder Druck, die von nebenliegenden Zellen verursacht wären, sind für die eben geschilderten Teilungen völlig ausgeschlossen. Es bleibt nichts anderes übrig, als entweder mechanische Faktoren zu supponieren, welchen eine andere Ursache als Gewebespannungen zu Grunde liegt, oder qualitativ ganz anderen Faktoren den richtenden Einfluss zuzuschreiben. Ich war auch ursprünglich überzeugt, dass die Richtungen des Stoffaustausches oder desgleichen im Cytoplasma die Kohäsion in einer bestimmten Richtung vermindern können und dass dieser Umstand die Bipolarität des hyalinen Periplastes zur Folge hat. Dennoch könnten auch unter den Verhältnissen, wie sie uns in den aus einer Zellenreihe bestehenden Haaren entgegentreten, mechanische Faktoren geltend werden.

Denkt man sich, dass in einer turgeszenten, walzenförmigen Zelle die Membran in der Längsrichtung dehnbarer ist als in der tangentialen Richtung, so können im Cytoplasma, wenn es eine Verschiebung der dasselbe zusammensetzenden Teilchen — mögen es primäre, einfache oder komplexe Teile sein — durch mechanische Kräfte kaum oder schwer zulässt, dieselben Verhältnisse zustande kommen wie in massigen meristematischen Zellenkomplexen, wo in einzelnen Zellen das Cytoplasma zuweilen anisotrop elastisch wird. Leider haben die Haare von Primula obconica wegen ihrer Kleinheit kein Material geliefert, an dem sich die Verhältnisse der Membrandehnbarkeit sicher feststellen liessen. Ich führe daher die Resultate der plasmolytischen Versuche hier nicht an und hoffe, dass ich die Frage an geeignetem Material werde lösen können.

Es ist allerdings wahrscheinlich, dass unter verschiedenen Bedingungen und bei verschiedenen Pflanzen verschiedene Faktoren aktiv sein können und auch dass dieselben gleiche physikalische Endergebnisse bewirken können.

V. Die Kernteilung bei Equisetum arvense.

Ich habe schon selbst an einigen Stellen (Němec III) die Kernteilung im vegetativen Gewebe von Equisetum arvense beschrieben und abgebildet. Es handelte sich mir jedoch damals hauptsächlich um die Feststellung der Thatsache, dass auch hier normal die Figur bipolar entsteht, daher ich Einzelheiten keine allzu grosse Aufmerksamkeit geschenkt habe. Bei einer eingehenden Untersuchung hat sich gezeigt, dass die Entwicklung der Teilungsfigur bei Equisetum einige Eigentümlichkeiten aufweist, die für die Beurteilung der Teilungsvorgänge sehr interessant sind. Das betrifft in erster Reihe die Frage nach der Bedeutung des sogen. hyalinen Periplastes, von dem ich jetzt bestimmt sagen kann, dass er in den Zellen der Wurzelspitze bis zur Auflösung der Kernwand gar nicht existiert, woraus sich folgern lässt, dass er für die vegetativen Teilungen kein Charakteristikum ist. Im übrigen ist der Vorgang der Ausbildung der achromatischen Figur überaus demjenigen ähnlich, welchen ich für die Teilungen im Wundperiderm an Kartoffelknollen beschrieben habe (Němec II). Dies ausgenommen zeigen die Teilungen keine Abweichungen von bekannten Typen. Nur schief stehende Figuren oder schief zur Teilungsachse orientierte Chromosomenkomplexe geben zu Abnormitäten Veranlassung.

Ich werde zunächst die Teilungen, wie sie in der Wurzelspitze vor sich gehen, beschreiben. Die Kerne sind hier gross, enthalten mehrere kugelige (3—7) kleine oder zu grösseren unregelmässigen Klumpen zusammengestellte erythrophile Nucleolen, daneben ein dichtes Reticulum, welches überaus zahlreiche kyanophile Körperchen enthält. Diese sind in den mittleren Zellenlagen der Wurzelhaube viel grösser und die Kerne erscheinen daher dunkler. An Präparaten, die nach einer Fixierung mit Schwefel-Eisessig-Pikrinsäure mit Safranin-Gentianaviolett gefärbt wurden, erschienen die Kerne der äussersten, absterbenden Zellenlage der Wurzelhaube gelatinös und grellrot. Das Cytoplasma erschien aus aneinanderliegenden kyanophilen Körnchen und erythrophilen Fäserchen zusammengesetzt. Die Fäserchen können natürlich auch eigentlich Querschnitte von Lamellen oder Vacuolenwänden sein. Ausserdem

giebt es in allen Zellen deutliche Vacuolen mit einer differenzierten Vacuolenmembran umgeben. Entfernt man sich vom Vegetationspunkt, werden die Vacuolen grösser, die intervacuolären Partien relativ viel dünner.

Bereitet sich eine Zelle zur Teilung, so bildet sich im Kern ein langer dünner Chromatinfaden aus, der sehr oft, besonders nahe am Vegetationspunkt, in zahlreichen parallelen Windungen

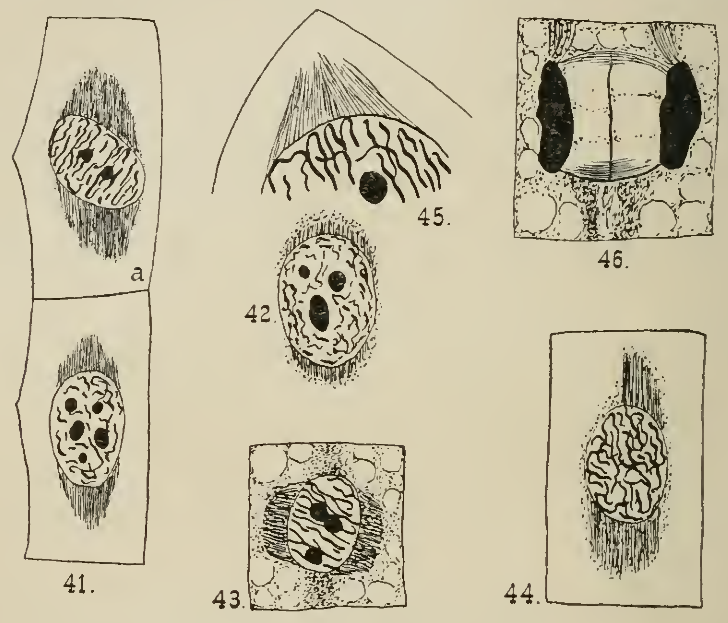


Fig. 41—46. Aus der Wurzelspitze von Equisetum arvense.

spiralig oder wellenförmig gebogen den Kernraum einnimmt (Fig. 43). Darin ist wohl der Ausdruck der schon besprochenen Polarität zu sehen. Es ist zu bemerken, dass diese Anordnung an dickeren Wurzeln, die eine lange embryonale Zone besitzen, in Zellen, welche vom Vegetationspunkt ziemlich entfernt sind, kaum oder selten und nicht typisch zu konstatieren ist.

Nun erscheint an zwei gegeneinanderliegenden Polen des Zellkerns an der Membran ein intensiver tingierbarer, jedoch nicht streng begrenzter Streifen, in welchem ich nur in den jüngsten Stadien keine Fäserchen konstatieren konnte. Alle weiter entwickelten, polar gelegenen Plasmaansammlungen zeigten deutliche,

von der Kernmembran auslaufende, parallel gerichtete Fäserchen, deren Richtung mit der Teilungsachse zusammenfiel. Es gab keine unregelmässig oder radiär gerichteten Fäserchen. Man kann weiter feststellen, dass die beiden an den Kernpolen liegenden Gebilde aus einem körnchenhaltigen Cytoplasma, welches von parallelen Fäserchen durchdrungen ist, bestehen. Die Fäserchen verlängern sich und endigen blind im Cytoplasma, also ohne zu einem oder mehreren Körperchen in gesetzmässiger Beziehung zu stehen; andererseits lässt sich immer der Zusammenhang dieser Fäserchen mit der Kernmembran nachweisen (Fig. 42, 43). In ihrer ganzen Länge sind sie gleich dick.

Ebenfalls ist auffallend, dass die Fäserchen nur an einer begrenzten Fläche des Kernes entstehen, also nicht an seiner ganzen Oberfläche auswachsen, so dass immer die Äquatorialgegend frei von Fäserchen ist, wie dies zur Genüge aus den Fig. 41—43 zu ersehen ist. Bloss dadurch zeichnet sich die Äquatorialgegend zu dieser Zeit aus, dass dieselbe von einem stark tingierbaren Cytoplasmagürtel umgeben wird, in dem sich später Fäserchen, die wahrscheinlich zur sog. Polstrahlung gehören, nachweisen lassen. Auch ist an der Fläche der Kernmembran, an welcher die Fäserchen hervorwachsen, nichts Besonderes zu konstatieren.

Bisher verliefen die achromatischen Fäserchen parallel. Nun erscheinen auch solche Spindelanlagen, deren Fäserchen schwach konvergent verlaufen (Fig. 41a), sie zeigen jedoch keine Biegung. Die äusseren pflegen kürzer zu sein als die inneren (Fig. 41), was jedoch nicht immer zutrifft. Ich hatte auch Gelegenheit, an der Scheitelzelle direkt Teilungen zu beobachten und fand hier Verhältnisse, die man auch in übrigen Zellen findet. Die Fäserchen sind hier jedoch von Anfang an konvergent (Fig. 45), die polare Anordnung der Chromatinschleifen ist typisch ausgeprägt.

Die Fäserchen erreichen ungefähr zwei Drittel der Länge der Kernachse. Die Kernmembran ist bisher erhalten, ebenso die Nucleolen. Diese scheinen nur wenig an ihrer Substanz während der Entwicklung der Fäserchen verloren zu haben, wie dies aus dem Vergleiche der beiden Kerne der Fig. 42 und 43 hervorgeht. Sie verschwinden erst, während die Membran aufgelöst wird; seltener trifft man sie in kleinen Resten noch zu Anfang der Äquatorialstellung.

Nachdem nun die Fäserchen ihre definitive Länge erreicht haben (diese beträgt wohl selten mehr als zwei Drittel des Kerndurchmessers in der Richtung der Teilungsachse), beginnt sich die Kernmembran aufzulösen. Dies geschieht zunächst an den Polflächen, wo die Fäserchen inserieren (Fig. 47), so dass man in diesem Stadium an den Polen die Membran aufgelöst, in der Äquatorialzone noch erhalten findet. Die Fäserchen dringen jedoch nicht in die Kernhöhlung, vielmehr biegen die inneren nach aussen und verschieben sich gleichzeitig mit den äusseren gegen den Äquator hin. Gleichzeitig wird die Figur breiter als früher. An ihren freien Enden neigen dann die Fäserchen zusammen, so dass es zur Ausbildung einer tonnenförmigen (seltener kugelförmigen) achromatischen Figur kommt, die im Innern den hyalinen Kernsaft mit Chromosomen, welche sich unterdessen individualisiert haben, enthält. Sie bilden einen dichten unregelmässigen Knäuel, der sich, ohne zunächst mit den Fäserchen in Berührung zu treten, zur Äquatorialplatte umordnet. Der Chromosomen giebt es sicher mehr als 30, weniger als 40. Sie sind dünn, schleifenförmig. Sie füllen die ganze Fläche des Äquators (natürlich nur innerhalb der Figur) aus. Erst jetzt treten achromatische Fäserchen mit den Chromosomen in Berührung.

Die Äquatorialplatte ist je nach den Raumverhältnissen der Zelle verschiedenartig gestaltet. In grossen Zellen kreisförmig, in schmalen langen ebenfalls schmal und lang. Da es zahlreiche Chromosomen giebt, kommt es öfters zu schiefen Stellungen, über welche im Weiteren noch berichtet werden soll. Die Chromosomen sind U-, oder J-förmig gebogen, ihre längeren Schenkel liegen den Fäserchen parallel zu beiden Seiten der Äquatorialebene.

Ihre breite, tonnenförmige Gestalt behalten die Figuren in grossen Zellen während der ganzen Äquatorialstellung. In schmalen langen Zellen, wo die Kernplatte ebenfalls lang ist, neigen die Fäserchen an den Polen nur schwach zusammen, sind daher nicht in einem Punkte vereinigt.

Es ist nun nötig zu bemerken, dass die Figur während der Ausbildung der Äquatorialplatte sich sehr verkürzt. Hier sind einige Messungen zusammengestellt, welche das Verhältnis der Figurenlänge zu Ende der Prophasis (A) zur Figurenlänge während der Äquatorialstellung (B) erläutern sollen. Während der Prophasis

misst man also die beiden längsten an den Kernpolen stehenden Faserkomplexe und Kerndurchmesser in der Richtung der Teilungsachse. Während der Äquatorialstellung wird die Entfernung von beiden Polen gemessen, wo die längsten oder axial verlaufenden Fäserchen endigen. (Die Messungen wurden an Periblemzellen ungefähr 0,4 mm vom Vegetationspunkt ausgeführt.)

A	B	C
12	9	8
12	9	10
14	9	11
15	10	11
15	10	11
15	10	11
17	11	12
19	11	12
19	11	12

1 = 0,0014 mm

Nach erfolgter Metakinesis erscheint die Figur wieder etwas länger (vgl. die Zahlen unter C). Die Chromosomen treten da dicht zusammen und bilden zwei unregelmässige, gelatinöse, homogene Scheiben, in denen sodann Vacuolen erscheinen, die sich vermehren und vergrössern, wodurch die Chromatinsubstanz in kleinere Partien verteilt wird. Zu dieser Zeit kann man wieder neue Nucleolen sehen, die später im Innern der sich rekonstruierenden Kerne erscheinen, zunächst jedoch dicht an der Chromosomenmasse als unregelmässige erythrophile Körperchen festzustellen sind; dass hier bestimmte Partien der Nucleolen während des ganzen Teilungsvorganges persistieren, scheint mir sehr unwahrscheinlich zu sein. Die Verbindungsfasern sind zu Anfang der Anaphasis schwach tinktionsfähig, auch stehen sie nicht so dicht wie zur Zeit, wo die Anlage der Scheidewand gebildet wird.

Die achromatische Figur entwickelt sich nicht immer an beiden Polflächen des Kernes gleichmässig aus. Abgesehen von solchen Fällen, wo die Fäserchen nicht an der ganzen Polfläche zum Vorschein kommen (Fig. 44), kann man konstatieren, dass polar ungleiche Ausbildung der Figur mit einer excentrischen Lage des Zellkerns in Zusammenhang steht, wie dies z. B. aus der Figur 48 hervorgeht.

Besonders schön kann man polar ungleiche Ausbildung der Fäserchen im Dermatogen sehen. Hier findet man in einer bestimmten Entfernung vom Vegetationspunkte das Dermatogen aus kurzen und längeren zusammengesetzt (Fig. 50 a, b). Es fragt sich nun, wie diese Zellen entstanden sind. Es hat sich gezeigt, dass aus einigen Zellen, von einer gewissen Zone angefangen, durch die Teilung immer eine längere vordere, untere (dem Vegetationspunkt näher gelegene) und eine hintere (obere) kleinere Zelle entsteht.

In der Mutterzelle dieser ungleich grossen Tochterzellen befindet sich der Zellkern, solange dieselbe ruhig ist, im Centrum. Das Cytoplasma und die Vacuolen sind gleichmässig in ihrem ganzen Raume verteilt. Zur Zeit, wo im Kerne die ersten Anfänge des Chromatinbandes entstehen, erscheint das Cytoplasma im oberen Teile der Zelle viel dichter und vacuolenärmer als im unteren, es enthält dort zwar auch Vacuolen, dieselben sind aber winzig klein. Der Kern steht noch in der Mitte der Zelle (Fig. 49), so dass wohl die Ansammlung des Cytoplasma im oberen Teile der Zelle zeitlich nicht mit der Bewegung des Kernes eingeleitet wird. Während sich später in dem unteren Teile der Zelle grosse Vacuolen auszubilden beginnen, rückt der Kern ganz merklich in den oberen Teil (Fig. 50 c). Ob diese Bewegung als eine passive, durch Vergrösserung der unteren Vacuolen hervorgerufene Verschiebung desselben, oder als eine selbständige oder von Protoplasmaströmung hervorgerufene Bewegung anzusehen ist, kann ich nicht entscheiden. Immerhin lässt sich als das zeitlich vorangehende die Ansammlung des Cytoplasma in einer Hälfte der Mutterzelle konstatieren, der erst der Kern folgt. Weiter lässt sich jedoch bemerken, dass noch nach dieser Anhäufung gleichzeitig mit der Bewegung des Zellkernes die unteren Vacuolen an Grösse beträchtlich zunehmen, was aus dem Vergleiche der Figuren 49 u. 50 c ohne Weiteres hervorgeht. Wenn zwar eine autonome Bewegung des Kernes in der Zelle mehrfach angenommen wurde, lässt sich seine passive Verschiebung schon bei einfachen Plasmaströmungen feststellen. Ich möchte mir deshalb den Vorgang in unserem Falle folgendermassen erklären: In den Mutterzellen der ungleich grossen Zellen wird das Cytoplasma vor der Teilung zu einer Ansammlung und Strömung in eine Hälfte der Zelle gereizt. Zunächst mag diese Ansammlung durch reichlichere Cytoplasmabildung — die doch höchst

wahrscheinlich fortwährend in thätigen meristematischen Zellen vor sich geht — in der oberen Zellenhälfte gefördert werden, so dass hier die intervacuolären durch Cytoplasma gebildeten Räume viel mächtiger werden, als in der zweiten Zellenhälfte. Unterdessen beginnt jedoch auch das Cytoplasma der unteren Hälfte nach der oberen zu strömen, die Vacuolen werden mit ihrem wäs-

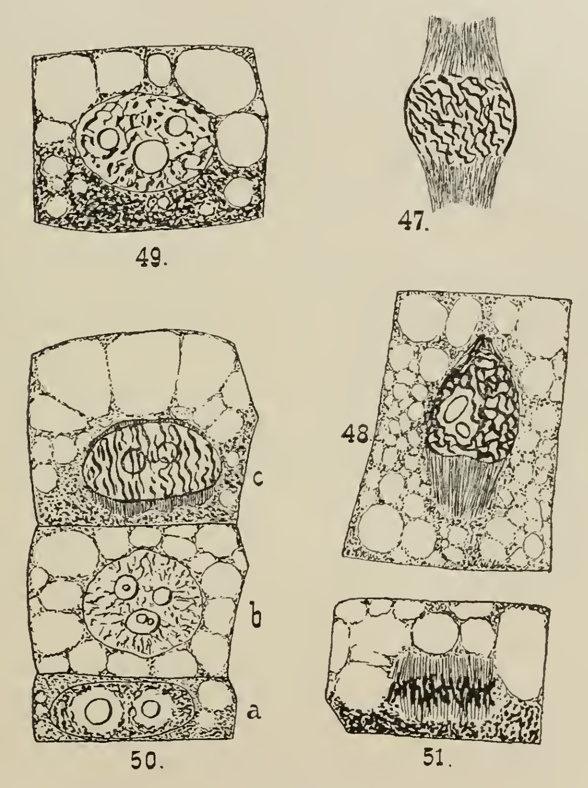


Fig. 47, 48. Aus dem Plerom der Wurzelspitze von Equisetum arvense. Fig. 49—51 aus dem Dermatogen derselben.

serigen Inhalte in die untere Hälfte gedrängt, fliessen hier wahrscheinlich zu grösseren Vacuolen zusammen und verschieben durch ihr Anwachsen den Kern in die protoplasmareiche obere Hälfte.

Die hier gegebene Erklärung wäre fast ganz willkürlich, wenn sie sich nicht an einige direkte oder experimentelle Beobachtungen stützen könnte. Chloroformiert man meristematische Zellen, so verliert langsam das Cytoplasma seine physikalischen Eigenschaften,

so dass es dem Turgor der Vacuolen, deren Wand bisher ihre osmotischen Eigenschaften behalten hat, einen immer kleineren Widerstand leistet und die Vacuolen wachsen langsam an. Ob zwar das Cytoplasma noch lebt, so kann man in der Zelle auffallende Verschiebungen des Zellkernes beobachten, die durch das Anwachsen der einzelnen Vacuolen hervorgerufen wurden. Weitere Beobachtungen beziehen sich auf die Equisetum-Wurzeln selbst. In der meristematischen Partie derselben trifft man Fettkugeln, zuweilen in einer grossen Menge. An einer dünnen Wurzel, die zahlreiche derartige Kugeln zeigte, und an welcher die Mutterzellen der ungleich grossen Zellen ziemlich lang waren, etwas länger als ihr Querdurchmesser, konnte man noch im Stadium, wo der Kern im Centrum steht, jedoch in der oberen Hälfte der Zelle schon eine gut sichtbare Plasmaanhäufung ist, eine diffuse, im ganzen Zellenraum gleichmässige Verbreitung der Fettkugeln beobachten. In dem Stadium, wo der Kern der plasmatischen Ansammlung näher gerückt ist, waren in dieser Hälfte auch die meisten Fettkörperchen angehäuft, in der unteren, plasmaarmen gab es deren viel weniger als im ersten Stadium. Sie konnten entweder durch selbständige Bewegung in die obere Hälfte gelangen, oder, was mir viel wahrscheinlicher dünkt, durch Plasmaströmungen hingebracht werden.

In dickeren Wurzeln sind die Mutterzellen der ungleich grossen Zellen viel niedriger als in dünnen, und es kann hier überhaupt zu keiner merklichen Verschiebung der Zellkerne kommen. Öfters drängt denselben die plasmatische Ansammlung im oberen Teile der Zelle sogar der unteren Wand näher. Hier sieht man, dass bei der Bildung der ungleich grossen Zellen der Kernverschiebung keine prinzipielle Wichtigkeit zukommt, vielmehr das Wichtigste in der einseitigen Plasmaansammlung liegt. Hiedurch werden die Zellen zu ihrem weiteren Schicksal veranlagt. Wogegen nämlich die untere Zelle, auch wenn sie bei eben erfolgter Teilung kleiner ist, als die obere, stark in die Länge wächst, bleibt die obere klein und deshalb plasmareich und wächst erst später, nachdem die untere schon ihr Wachstum eingestellt hatte, zu einem Wurzelhaare heran. Diese Zelle tritt also viel später in ihren definitiven Zustand über, als die übrigen Dermatogenzellen.

Kehren wir zu den Teilungsvorgängen in den besprochenen

Zellen selbst zurück, so müssen wir zunächst die Bildung der achromatischen Figur ins Auge fassen. Die Fäserchen wachsen auch hier von begrenzten Polflächen der linsenförmigen Kerne in das Cytoplasma aus, und es ist dabei das Auffallendste, dass sich die Figur an den Polen ungleichförmig ausbildet. Die Fäserchen sind an der Polfläche, welche der Plasmaanhäufung anliegt, merklich länger, als an der gegenüberliegenden Polfläche (Fig. 50 c). Dieses Verhältnis gleicht sich manchmal aus, jedoch meist nach der Auflösung der Kernmembran. An beiden Polen beginnen sich die Fäserchen gleichzeitig zu entwickeln. Sie wachsen jedoch an der oberen Polfläche schneller als an der unteren und werden dort daher länger. Man trifft also eine polar ungleiche Spindelanlage. Nichtsdestoweniger findet man nach der Auflösung der Kernmembran symmetrische, an beiden Polen gleich entwickelte Figuren, daher man annehmen muss, dass sich die Verhältnisse während der Umlagerung der Chromosomen zur Äquatorialstellung ausgeglichen haben. Da ich nun schon früher darauf aufmerksam gemacht habe, dass während dieser Umlagerung die Fäserchen der beiden Pole sich zum Äquator bewegen und hier höchst wahrscheinlich verschmelzen, so lässt sich der Ausgleich der beiden Pole leicht erklären: Entweder haben sich die längeren Fäserchen mit ihrem proximalen Ende über die Äquatorialebene verschoben und hier verschmelzen sie mit den kürzeren Fäserchen des anderen Poles, deren Ende also den Äquator gar nicht erreicht hat, oder die Fäserchen der beiden Pole verschmelzen im Äquator, aber die Chromosomen stellen sich in die Mitte der nun einheitlich gewordenen achromatischen Figur. Während der Äquatorialstellung sind die Fäserchen zu beiden Seiten der Kernplatte gleich lang (Fig. 51). Es wurde schon hervorgehoben, dass entweder (und dies trifft regelmässig für dünne Wurzeln zu) durch die Teilung eine obere kleinere und untere grössere Tochterzelle entsteht, oder dass beide Zellen gleich gross sind, natürlich die obere auffallend protoplasmareich oder sogar die untere ein wenig kleiner und plasmaarm ausfällt (oft in dickeren Wurzeln, deren Dermatogenzellen sehr niedrig sind, obzwar in den vom Vegetationspunkt entfernten Zellen das typische Verhältnis vorkommen kann). Immerhin wird die untere Tochterzelle bald viel grösser als die obere Zelle, da sie sehr schnell wächst, diese klein bleibt.

Was die Anordnung der kleinen Zellen betrifft, welche, wie schon bemerkt wurde, später Wurzelhaaren Ursprung geben, gilt folgendes: Die Zellen liegen in Längsreihen, werden jedoch von 1—3 normalen epidermalen Zellen getrennt. In den Längsreihen sind die kleinen Zellen so verteilt, dass zwei nie nebeneinander zu liegen kommen.

Wie schon bemerkt wurde, entwickeln sich normaler Weise die Fäserchen in der Richtung der Teilungsachse. Die Figur kann jedoch später in schiefe Stellung kommen. Als Ursache dieser Stellung ist wohl nicht der Umstand zu betrachten, dass sich die Figur von Anfang an schief entwickelt, vielmehr dass dieselbe durch äussere, besonders räumliche Umstände in schiefe Lage gebracht wird.

Besonders ist es die Kernplatte selbst, welche diese schiefe Lage veranlasst. In schmalen Zellen haben nämlich die Chromosomen nicht Platz genug, um die richtige Äquatorialebene einzunehmen und deshalb stellen sie sich in eine Ebene, welche je nach den Verhältnissen einen grösseren oder kleineren Winkel mit dem eigentlichen Äquator schliesst. Das veranlasst weiter die achromatischen Fäserchen zu einer entsprechenden Verschiebung, doch stellen sich dieselben fast nie senkrecht auf die schiefe Kernplatte, vielmehr schliessen dieselben mit der Teilungsachse einen viel kleineren Winkel, als wenn sie senkrecht auf der Kernplatte stünden. Ihre schiefe Stellung behält die Chromatinplatte auch während der Metakinesis, wobei wiederum die Fäserchen die Tendenz zeigen, mit der Teilungsachse einen womöglich kleinen Winkel zu schliessen. Da nun die Zellplatte in der Mitte der Fäserchen angelegt wird, so kann auch diese in solchen Fällen, wo sie sehr früh erscheint, schief angelegt werden.

Nachdem jedoch die Chromosomen zu einem dichten Knäuel zusammengetreten sind (dies geschieht häufig zunächst an einer Seite, woraus dann abnorm geformte Kernanlagen resultieren), stellt sich die Figur gerade, und damit kommt auch die Zellplatte senkrecht auf die Teilungsachse zu stehen. Gewöhnlich wird jedoch die Zellplatte erst dann angelegt, nachdem die Chromosomen dicht zusammengetreten sind und die Figur normale Stellung angenommen hat. Übrigens giebt es zahlreiche Scheidewände die g e r i n g e, jedoch immer bemerkbare Abweichungen von dem

Sachs'schen Prinzipe der orthogonalen Trajektorien zeigen. Geometrisch streng zutreffend ist dies Prinzip sicher nicht, vielmehr scheinen die Scheidewände durch ihr späteres Wachstum die ursprünglichen Unregelmässigkeiten auszugleichen.

Die Kernteilungen in Zellen der Vegetationsspitze zeigen eine viel grössere Verschiedenheit, als diejenigen der Wurzelspitze. Es ist nämlich möglich, hier Zellen aufzufinden, wo sich die Teilungsfigur ebenso ausbildet, wie in der Wurzelspitze, andererseits wo um den Kern herum ein hyaliner Periplast erscheint. Die eigentlichen embryonalen Stammspitzen besitzen grosse Kerne, sind sehr plasmareich und die Teilungsfigur entwickelt sich so, dass von der Kernmembran Fäserchen parallel zur Teilungsachse hervorwachsen. In älteren Partieen, wo schon einige Elemente (Spiralgefässe), ihren definitiven Zustand erreicht haben, sind die Kerne kleiner und die Zellen zeigen schon grosse Vacuolen. Es giebt da auch zahlreiche Leucoplaste, die jedoch keine Farbstoffe noch enthalten und diese sind um den Kern herum angesammelt. Und eben um diese kleine Kerne entsteht während der Prophasis ein hyaliner Periplast.

Es ist mir nicht gelungen, den allerersten Anfang der Figurenbildung zu beobachten. Ich konnte jedoch Figuren auffinden, wo die Kerne noch ihre Membrane besitzen, wo es an den Polen hyaline Räume giebt, welche teilweise von Faserbündeln durchzogen werden, wodurch es wahrscheinlich bedingt wird, dass die hyalinen polaren Plasmaansammlungen keine regelmässige Form aufweisen, wie wir das bei den meisten Gefässpflanzen finden. Ganz entschieden giebt es in solchen Fällen an den Polen etwas, was den eben erwähnten hyalinen Polkappen der meisten Gefässpflanzen entspricht, bloss dass dieselben bei Equisetum nicht so gut begrenzt sind wie dort.

Eine weitere Eigentümlichkeit der so entstandenen Figuren erscheint während der Anaphasis. Nachdem die Chromosomen an die Pole angelangt sind, treten sie auch hier dicht zusammen, von ihnen entspringen direkt die Verbindungsfasern. Die späteren Stadien zeigen durchwegs einen Phragmoplast, in welchem an zwei gegeneinanderliegenden Polen die Anlagen der Tochterkerne liegen. Von diesen ziehen zu der Zellplatte dicke, plasmatische Stränge, die von Rosen schon beschrieben wurden. Die Kernanlagen

liegen also in einem Raume, der ungefähr demjenigen des Mutterkerns zusammen mit den hyalinen polaren Ansammlungen entspricht. Wenn die Scheidewand fertig ist, teilt sich dieser Raum in drei Teile. Der mittlere bleibt an der Scheidewand beiderseits haften, zeigt noch spärliche, peripher gelegene Fäserchen, im Innern die schon erwähnten Plasmastränge, die beiden übrigen Teile umgeben die Tochterkerne, werden von spärlichen feinen Plasmasträngen oder Lamellen durchzogen und werden später gänzlich vom Kernreticulum eingenommen. Die diese beiden Räume begrenzende Membran wird, soweit ich es beurteilen konnte, direkt zur Kernmembran. Der mittlere Teil verschwindet allmählich im Cytoplasma.

VI. Die Kernteilung bei einigen Farnen.

Bei den Farnen muss man ebenso wie bei den Phanerogamen und Equisetum die Kernteilungen im vegetativen und Fortpflanzungsgewebe unterscheiden. Hier will ich mich nur mit den Teilungen im vegetativen Gewebe der sporentragenden Pflanze beschäftigen, einiges über die Sporenbildung und die Teilungsprozesse im Prothallium auf weiteres verschiebend.

Die Entwicklung der Teilungsfigur geht bei vielen Farnen im vegetativen Gewebe unter Mitwirkung eines hyalinen Periplastes vor sich, an dem in meridionaler Richtung achromatische Fäserchen entstehen. So habe ich es bei Alsophila australis und Aspidium filix mas gefunden. Andererseits hat diesen Prozess Rosen und Hof (I) bei anderen Arten beobachtet.

Doch habe ich Farne gefunden, wo der Teilungsprozess in den Vorbereitungsstadien einiges Aparte aufweist, was zum richtigen Verständnis einiger Erscheinungen wohl beitragen kann. In dieser Hinsicht sollen hier die Teilungen, wie sie in der Wurzelspitze von Woodwardia radicans und Ceratopteris thalictroides zu finden sind, kurz beschrieben werden.

Es wurden von Woodwardia radicans die an Blättern sich entwickelnden Adventivsprosse genommen, in feuchten Sand gesetzt und nachdem die Wurzeln kräftig zu wachsen begannen, dieselben abgeschnitten, fixiert und in Schnitte zerlegt. Es wurde Parakarmin-, sowie Eisenhämatoxylintinktion angewandt.

In den Zellen, welche der Terminalzelle ganz nahe liegen, findet man den Kern im Zentrum; es ist jedoch interessant, dass in den folgenden Partien die Kerne nur im Plerom und Dermatogen das Zentrum der Zelle einnehmen. Im Periblem liegen sie immer der äusseren periclinalen Wand angeschmiegt. Diese bestimmte Lage behält der Kern auch während der Kernteilung. Er verlässt sie erst während der Zellplattenbildung. Die Kerne sind gross und enthalten zwei bis vier Nucleolen. In ruhenden Kernen zeigen die Nucleolen eine grosse zentrale oder mehrere kleine Vacuolen; sie sind von einer Chromatinschale umgeben, welche an den Stellen, wo an dieselbe das Reticulum ansetzt, verdickt ist (Fig. 63). Das Reticulum zeigt öfters eine radiale Orientierung um den Nucleolus herum. An sich ablösenden Zellen der Calyptra lässt sich diese Anordnung zuweilen in vivo sehen.

Bereitet sich eine Zelle zur Teilung, so sammelt sich um den Kern herum eine sehr auffallende dichte Plasmaschicht an (Fig. 52), die entweder den ganzen Kern gleichmässig umgiebt oder in der Richtung des längeren Zellendurchmessers mächtiger entwickelt ist (Fig. 53). In diesem Plasma erscheinen keine Vacuolen. Zu dieser Zeit ist der Kern von einem dünnen Chromatinfaden dicht erfüllt. Die Nucleolen bestehen noch in der Grösse, welche sie im ruhenden Kern zeigen.

Sodann erscheint an den Polen des Zellkerns, die in der Teilungsachse liegen, eine hyaline Kappe, die allerdings überall sehr niedrig ist, soweit sie ganz hyalin, ungestreift ist (Fig. 53). Die Nucleolen sind immer noch gut erhalten, der Chromatinfaden wird dicker. Im weiteren Verlaufe der Vorbereitung zur Teilung erscheinen achromatische Fasern als meridionale Streifung an den hyalinen Kappen (Fig. 57). Ob diese Fasern immer nur an der Peripherie des hyalinen Periplastes verlaufen, konnte ich nicht konstatieren. Es schien mir nämlich öfters, dass die achromatischen Fäserchen auch den Raum des hyalinen Periplastes durchlaufen, so zwar, dass sie die Membran desselben mit derjenigen des Kerns verbinden. Andererseits habe ich einen hyalinen Periplast auch in völlig entwickelten extranucleären Figuren beobachtet. Derselbe erschien an feinen Längsschnitten ganz hyalin, die Fäserchen verliefen von der Membran des Periplastes in das Cytoplasma hinein und endigten hier blind. In anderen Fällen war hingegen keine

Spur von einem hyalinen Periplast zu finden, die Fäserchen inserierten direkt bis an die Kernmembran. Es war das Erste bei platt zusammengedrückten Kernen der Fall, wogegen es bei kugeligen oder ellipsoiden oder ovoiden Kernen gar keine hyaline Kappen gab. Dieser Fall war jedoch ziemlich selten.

Die als meridionale Streifung erschienenen Fäserchen wachsen nun in die Länge und zwar viel intensiver, als sich der hyaline Periplast verlängert. Derselbe wird dann von den Fäserchen überwachsen. Diese laufen über die Grenze des Periplastes in das Cytoplasma hinein (Fig. 54), oft unregelmässig, polar heteromorph (Fig. 55), oder, wenn sich Vacuolen ihrem Wachstum entgegenstellen, assymmetrisch (Fig. 56). In den meisten Fällen ist auch jetzt noch ein regelmässig begrenzter Periplast im Innern der achromatischen Figurenanlage zu sehen.

Was den hyalinen Periplast betrifft, so möchte ich nur so viel hervorheben, dass es mir öfters gelungen ist, denselben als echten, den ganzen Zellkern umgebenden Periplast zu sehen und nicht bloss als zwei polare, am Äquator abgetrennte Kappen. Einen solchen Fall sieht man in Fig. 57. Der Kern war hier ungefähr nierenförmig gestaltet, die Zelle hat in der Richtung der Teilungsachse wenig Raum, weshalb der Periplast ziemlich kurz bleiben musste, jedoch dadurch breiter wurde. Er ist dann um den ganzen Kern herum zu konstatieren.

Unterdessen kann man immer noch die granulierte Plasmaschicht um den Kern bezw. die Figurenanlage konstatieren. Doch ist sie zur Zeit, wo die extranucleäre Figur voll entwickelt ist, viel schwächer entwickelt als in den früheren Stadien (Fig. 54). Es wurde schon hervorgehoben, dass es möglich ist, dass Fäserchen auch direkt vom Periplast in das Cytoplasma hineinwachsen. Wenn nun die Kernmembran verschwindet, werden alle Fäserchen an die Peripherie des hyalinen Raumes verschoben, welcher dem Kernraum und Periplast entspricht. Dadurch wird die Spindelanlage viel kürzer, wie aus den nachstehenden mikrometrischen Messungen, welche Durchschnittszahlen von zehn gemessenen Figuren sind, hervorgeht.

1 = 0,0014 mm.

Spirem, Kernmembran noch erhalten.	Länge der Figur	15
Äquatorpl. Kernmembran aufgelöst.	„ „ „	10

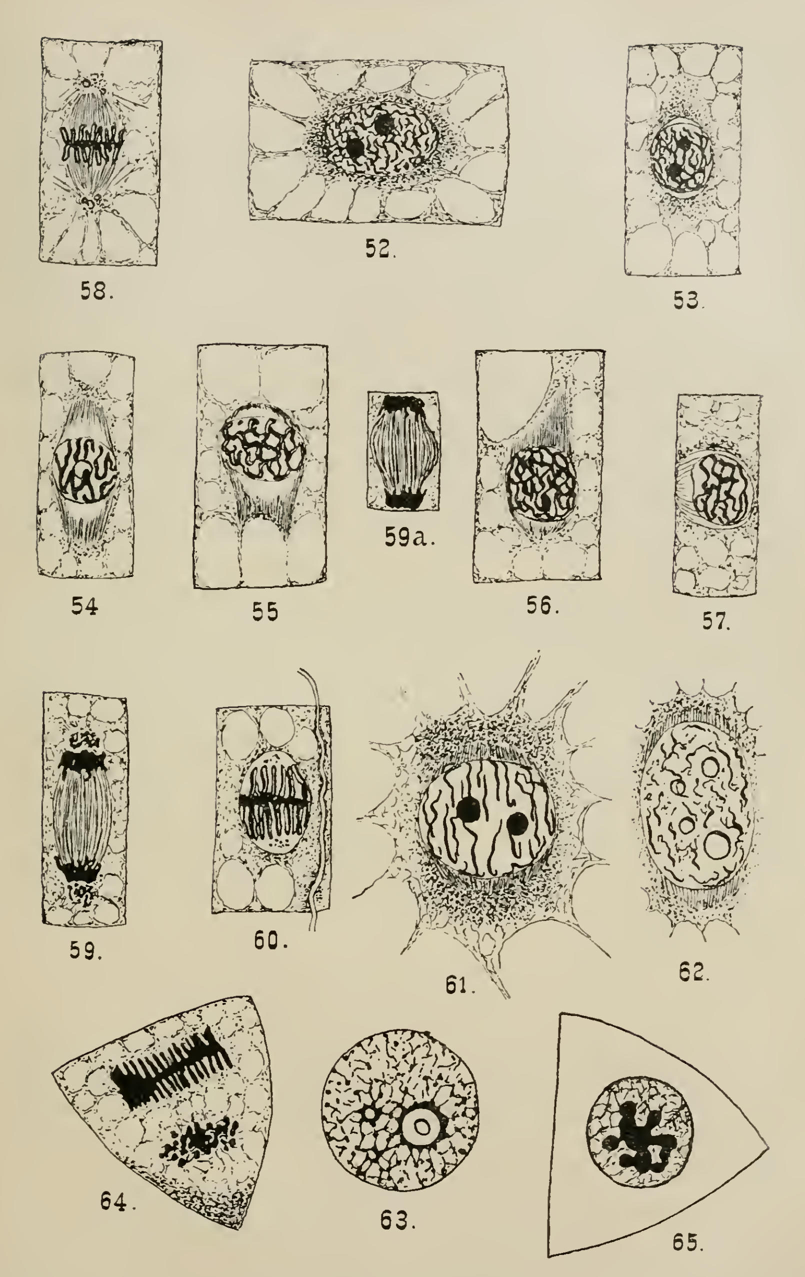


Fig. 52—60. Aus der Wurzelspitze von Woodwardia radicans, Fig. 61—65 aus der Wurzelspitze von Ceratopteris thalictroides.

Anfang der Metakinesis. Länge der Figur 11,5
Ende der Metakinesis. „ „ „ 12
Anaphasis. Länge der Figur 10,5

Zugleich lässt sich aus diesen Zahlen ersehen, dass nach der Verkürzung vom Äquatorialstadium angefangen die Figur wieder sich verlängert. Zu Ende der Metakinesis ist die Figur wieder länger als im Äquatorialstadium, während der Anaphasis und Bildung der Zellplatte verkürzt sie sich wiederum. Dieselben Verhältnisse lassen sich überall im vegetativen Gewebe der Gefässpflanzen konstatieren. Wenn der Raum der Zelle zu beschränkt st, kann sich die Figur nicht voll verlängern und es entstehen entweder schief gestellte Figuren, oder die achromatischen Figuren werden unregelmässig. Öfters führt dieser Umstand bei metakinesischen Stadien in kleinen Zellen zu einer auffallend tonnenförmigen Form der Verbindungsspindel (Fig. 59a. Diese Figur. war zehn Teilchen lang).

Während der Metakinesis gewahrt man an den Polen der Figur statt der granulierten Plasmamassen dichte, unregelmässige, glänzende Gebilde (Fig. 58, 59), welche bis zur Anaphasis persistieren können, dann jedoch verschwinden. Es ist möglich, dass dieselben ins Kerninnere aufgenommen werden. In angesäuertem Pepsin-Glycerin sind diese Massen nicht verdaubar.

Polare Anordnungen der Chromatinschleifen gewahrt man nur in der nächsten Umgebung der Terminalzelle. In den weiteren Teilen der Wurzelspitze kann man meist keine Spur von einer Polarität feststellen. Die Chromatinschleifen verlaufen ganz unregelmässig geschlängelt.

Die Wurzeln von Ceratopteris thalictroides sind zu Untersuchungen über Kernteilungen sehr geeignet. Die Kerne sind gross, die Veränderungen im Cytoplasma ungemein auffallend, besonders wenn man mit Eisenalaunhämatoxylin tingiert und mit Orange G nachfärbt.

Schon zur Zeit, wo der Chromatinfaden erst als kleine, öfters anastomosierende Körnchenreihen erscheint, gewahrt man um den Kern herum eine aus dichtem, granuliertem Plasma bestehende Schicht, die sich vom übrigen, reticulär fixierten Cytoplasma auf-

fallend abhebt. Sodann findet man Figuren, wo der Chromatinfaden schon als ein überall gleich dicker Faden verläuft und an den Polen mächtige, dunkel gefärbte Plasmamassen zu sehen sind. An feinen Schnitten lässt sich in diesen Massen eine besondere innere, den Kernpolen anliegende Schicht auffinden, welche sehr fein gestreift ist (Fig. 61, 62). Das ist wohl die erste Anlage der achromatischen Teilungsfigur. Diese gestreifte Partie wächst und gleichzeitig nimmt das granulierte Plasma ab. Man erhält eine Spindelanlage, welche derjenigen von Equisetum nicht unähnlich ist (Fig. 62). Nun kann man zuweilen an den Polen des Kerns im Innern der Fäserchen einen ganz hyalinen oder nur von spärlichen Fasern durchlaufenen Raum erblicken.

Die Reste der granulierten polaren Plasmaansammlungen sind noch an den Polen der Tochterkerne zu sehen, doch habe ich bei Ceratopteris keine glänzenden erythrophilen Massen gesehen, die ich für Woodwardia angegeben habe.

Die Kerne enthalten bei Ceratopteris immer mehrere Nucleolen. Diese sind besonders im Kern der Terminalzelle auffallend, weil sie da zu unregelmässigen Gebilden zusammengeklebt sind (Fig. 65). Ich fand nun, dass die Nucleolen gewöhnlich erst gleichzeitig mit der Lösung der Kernmembran verschwinden; in der Terminalzelle (wo ebenfalls eine bipolare Spindel gebildet wird) wird der grösste Teil der Nucleolenmasse ins Cytoplasma ausgestossen (Fig. 64). Es ist mir jedoch nicht gelungen, festzustellen, was mit diesen Massen hier geschieht.

Schliesslich will ich hier einiges über die Kernteilung bei Azolla caroliniana bemerken. Die Kerne der Wurzelspitze sind ziemlich klein im Vergleiche mit denjenigen der vorigen zwei Formen (im Durchmesser etwa 6 μ). Will man eine kontinuierliche Reihe von verschiedenen Teilungsstadien haben, so kann man hier die zwischen den zu Wurzelhaaren auswachsenden Zellen in Betracht ziehen. Die ruhenden Zellen (Fig. 66) sind ganz gleichmässig von einem granulierten, zahlreiche winzige Vacuolen besitzenden Cytoplasma erfüllt; im Zentrum der Zelle liegt der Kern mit einem Nucleolus und den ersten Anfängen eines Chromatinbandes (Körnchen in Reihen). Im weiteren Stadium ist der Kern fast

gleich strukturiert, jedoch im Cytoplasma erscheinen an der Peripherie der Zelle einige Vacuolen (Fig. 67). Diese Vacuolen sind im weiteren Stadium viel zahlreicher, der Kern ist von einer dunklen, granulierten Plasmamasse umgeben (Fig. 68). Diese Masse ist noch mächtiger, der übrige Zellenraum sehr plasmaarm. Unterdessen hat sich der Chromatinfaden ausgebildet (Fig. 69). Nun bildet sich eine monaxiale, achromatische Figur aus, an deren Polen

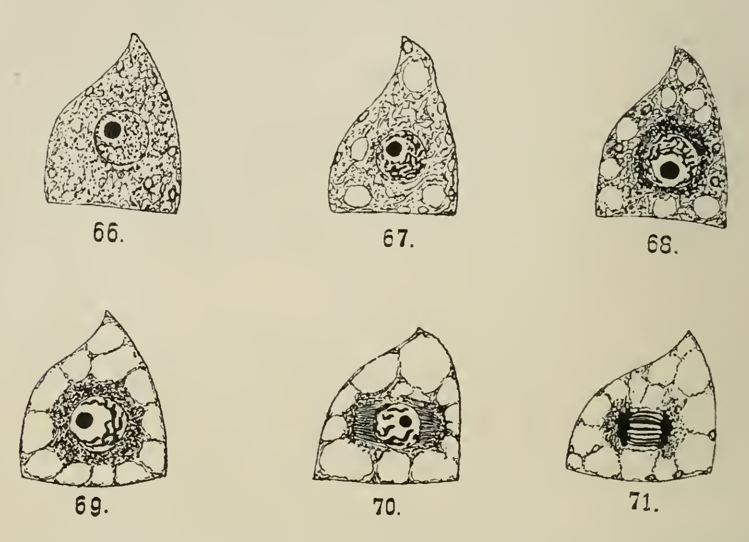


Fig. 66—71. Aufeinanderfolgende Stadien der Kernteilung im Dermatogen der Wurzelspitze von Azolla caroliniana. Um den Kern sammelt sich das meiste Cytoplasma aus dem übrigen Zellraum an.

Reste der granulären Plasmaansammlung deutlich zu sehen sind (Fig. 70). Während der Äquatorialstellung der Chromosomen sieht man Nucleolenreste an den Polen oder zwischen diesen und der Äquatorialfläche. Die Figur ist auch ein wenig kürzer als früher.

Während der Metakinesis ist besonders das System der dicken, die Tochterchromosomen verbindenden Fasern auffallend. Es giebt deren an der dem Auge zugekehrten Seite der Figur ungefähr acht. An den Polen sieht man immer noch die granulierten dichten Plasmamassen (Fig. 71).

VII. Allgemeine Betrachtungen.

Die vorliegenden, sowie die früheren Untersuchungen haben mich zu dem bestimmten Ergebnis gebracht, dass bei den von mir studierten Sporophyten in den Zellen der vegetativen Gewebe keine Gebilde vorkommen, welche den Centrosomen anderer Pflanzen, z. B. der Diatomaceen oder Sphacellariaceen, homolog wären. Ich meine, man wird in den vegetativen Geweben der Sporophyten überhaupt vergebens nach Centrosomen suchen, denn die Thatsachen sprechen zu Gunsten meiner Ansicht, dass hier der Kern selbst homodynam mit den typischen Centrosomen ist, wenigstens sofern man die topographischen Beziehungen und formale Vorgänge ins Auge fasst. Man wird vielleicht fragen, wie es kommt, dass man in Fortpflanzungszellen, welche doch genetisch mit vegetativen Zellen der Sporophyten direkt oder indirekt zusammenhängen, Gebilde findet, welche mit typischen Centrosomen manches Gemeinsame haben, wie es bei Cycadeen, Ginkgo, Farnen etc. der Fall ist. Gesetzt, die fraglichen Körperchen wären Centrosomen, so könnte nur auf den Fall hingewiesen werden, dass es gelungen ist, Centrosomen neu im Cytoplasma experimentell hervorzurufen (Morgan I) und dass man es bei dem Erscheinen der erwähnten Körperchen mit ähnlichen Prozessen zu thun haben könnte. Denn die Lehre von dem Hervorgehen der Organe nur aus ihresgleichen steht eigentlich bisher nur für Zellkerne fest.

Zieglers (I) wichtige Experimente haben den Beweis erbracht, dass das Centrosoma ein Organ der Zellteilung vorstellt, möge es selbst aktiv diese Teilung bewirken oder nur als formelle Bedingung derselben dastehen. In den Zellen der vegetativen Gewebe bei den Sporophyten scheint mir die Sache so zu sein, dass neben seinem Zellkern das Cytoplasma weder Teilungscentra besitzt, noch neue produzieren kann. Erst unter ganz veränderten Bedingungen, wie sie sich z. B. im Prothallium oder dem keimenden Pollenkorn gestalten, bildet das Cytoplasma neue Centra, allerdings vielleicht nicht Teilungscentra, sondern Bewegungscentra im Sinne der Körnchen, welche in Verbindung mit den Wimpern verschiedener tierischer Epithelien stehen. Dass diesen Körperchen eine wichtige Funktion zukommt, hat unlängst Peter bewiesen.

Wie ist nun die Rolle des Zellkerns beim Teilungsakte der Zellen, welche kein Centrosoma besitzen, zu präzisieren? Ich wage nur so viel zu sagen, dass meine Untersuchungen den Kern als topographisches Zentrum der formalen Umgestaltungen, welche während der Vorbereitungsstadien vor sich gehen, gezeigt haben; andererseits, dass meine Experimente ganz klare Beziehungen des Zellkerns zur Ausbildung der achromatischen Figur ergeben haben. Aus dem Umstand, dass bei einer plötzlichen Abkühlung der Pflanzenteile, wo Teilungen vor sich gehen, neue Stadien der Prophasis entstehen können und zwar nur Stadien mit noch erhaltener Kernmembran (Němec VI), während die anderen in ihrer Progresse gehemmt oder sistiert werden, weiter, dass bei der Plasmolyse sowie Chloroformierung nur Stadien mit noch erhaltenem Kern als solchem progressive Erscheinungen aufweisen, während alle anderen Stadien degenerieren und sistiert werden, scheint mir das Gesagte genug zu beweisen oder wenigstens höchst wahrscheinlich zu machen. Inwiefern die Teilungsprozesse im Cytoplasma ihren Ausdruck finden, geht aus neueren Arbeiten — wohl von Rosen angefangen — hervor. Dass das Protoplasma aktiv daran beteiligt ist, geht aus den Demoors (I) Angaben modifizierenden Versuchen Samassas (I) hervor. Meine Befunde, dass in der Richtung der grösseren Plasmamasse, z. B. bei Woodwardia, eine mächtigere Ansammlung des körnigen dichten Cytoplasmas vor sich geht, oder dass in dieser Richtung, wie es z. B. einige Beobachtungen an Equisetum lehren, die Ausbildung der achromatischen Fäserchen schneller fortschreitet, liessen sich ebenso durch eine aktive Thätigkeit des Zellkerns wie des Cytoplasmas erklären. Diese Ansammlungen lassen sich gut mit den um die Centrosomen der tierischen Zelle erfolgenden (Vejdovsky-Mrázek I) vergleichen.

Untersuchungen über die Ausbildung der achromatischen Teilungsfigur bei Equisetum haben gezeigt, dass die Fäserchen direkt vom Kerne ins Cytoplasma auswachsen können. Es tritt in der Wurzelspitze kein hyaliner Periplast auf, derselbe kann jedoch bei Teilungen in der Stammspitze gelegentlich erscheinen. Verwickelter sind die Verhältnisse bei Ceratopteris. Hier erscheinen achromatische Fäserchen in einer körnigen Plasmaansammlung, wachsen in die Länge, zuweilen können sie jedoch durch einen hyalinen Periplast von der Kernmembran abgetrennt werden. Hingegen er-

scheint bei Woodwardia immer ein hyaliner Periplast, und es können hier von seiner Oberfläche in das Cytoplasma Fäserchen auswachsen. Daraus ergiebt sich, dass die hyalinen Kappen, die ich als hyalinen Periplast bezeichne, keine stabile Erscheinung bei der Bildung der achromatischen Figur im vegetativen Gewebe der Sporophyten sind. Was hat der Periplast für eine Bedeutung? Ich meinte zuerst, dass er gewissermassen den Teilungsraum vergrössert; dieser Raum ist von einer Flüssigkeit erfüllt, und in derselben könnten sich die Chromosomen leichter bewegen als in dem ruhenden körnigen Plasma. Es ist nämlich sicher, dass der Kernsaft flüssig ist, und mit dem Kernsaft stimmt die die Kappen bildende Substanz mikrochemisch sowie tinktionell ganz überein. Doch will ich dieser Erklärung der Bedeutung des hyalinen Periplastes keine allzu grosse Bedeutung zuschreiben. Ein prinzipielles Attribut der Teilungsprozesse ist er wohl nicht.

Die Kernmembran beginnt sich an den Polen aufzulösen. Die Auflösung kann jedoch an einem Pole viel früher erscheinen als an dem anderen. Gleichzeitig mit dem Auflösen der Kernmembran verkürzt sich die Figur ganz auffallend, wie aus den Messungen, die für Equisetum, Woodwardia und Ceratopteris angeführt werden, hervorgeht. Diese Verkürzung gilt jedoch nicht für Teilungen, wo normaler Periplast mit meridional sich entwickelnden Fäserchen auftritt, oder kann hier nur äusserst gering sein. Diese Verkürzung ist wahrscheinlich so zu erklären, dass die Fäserchen während der Auflösung der Kernmembran gegen den Äquator hin sich verschieben, wobei sie dann eine meridionale, der Anordnung der Fäserchen, wie man sie z. B. bei Vicia oder Allium findet, vergleichbare Anordnung annehmen.

Die Nucleolen sind in ihrer Bedeutung für die Zelle bisher sehr mangelhaft bekannt. Man kann sich weder auf mikrochemische noch auf experimentelle Ergebnisse in dieser Beziehung mit genügender Sicherheit stützen.

Die Nucleolen bestehen aus einer Substanz, welche als plastinähnlich bezeichnet werden kann, ob zwar sie nach Zacharias Angaben auch Albumin enthalten sollen. Aus Plastin bestehen nun nicht nur die Spindelfasern, sondern auch ein beträchtlicher Teil des Cytoplasmas überhaupt. Es ist sicher, dass die Nucleolen noch zur Zeit persistieren können, wo sich extranucleäre Spindel-

anlage ihrer Vollendung nähert, wie darauf Miehe (I) nachdrücklich hingewiesen hat. Mir schien jedoch die Masse der Nucleolen während der Spindelbildung abgenommen zu haben. Doch fällt die Auflösung des Nucleolus in den von mir untersuchten Fällen in verschiedene Stadien der Teilungsprozesse. Einerseits findet man in einigen Zellen zu Beginn der Auflösung der Kernmembran keine Spur von Nucleolen mehr (z. B. meist bei Allium), zweitens kann man noch zur Zeit der Äquatorialstellung der Chromosomen Nucleolen auffinden, wie dies z. B. bei Alnus (überhaupt wo die Nucleolen relativ gross sind) der Fall ist, schliesslich lassen sich an den Polen Nucleolarreste noch während der vor sich gehenden Metakinesis antreffen, wie dies z. B., ob zwar nicht häufig, in der Wurzelspitze von Roripa amphibia und silvesteris vorkommt. Nicht unerwähnt dürfen die Fälle bleiben, wo das grösste Quantum der Nucleolarmasse ins Cytoplasma ausgeworfen wird. Eines ist jedoch wichtig. Alle diese Nucleolen werden, soweit meine eigene Erfahrungen lehren, schliesslich aufgelöst. Man kann diesen Prozess z. B. bei Alnus (Wurzelspitze) mit grösster Wahrscheinlichkeit kombinieren.

Nach der schliesslichen Auflösung der Nucleolen erscheinen neue Nucleolen und zwar entweder im Innern der sich rekonstruierenden Tochterkerne oder extranucleär. Folgende Fälle sind interesant: 1. Die Nucleolen entstehen an den Polen der Tochterkernen, welche mit den Polen der Teilungsfigur identisch sind. Diese Nucleolen werden dann in den Kern aufgenommen. 2. Die Nucleolen entstehen an der neu gebildeten Scheidewand zur Zeit, wo die Fasern der Phragmoplasten verschwinden. Ich habe aus diesen beiden Fällen geschlossen, dass die Nucleolen in stofflicher Beziehung zu den achromatischen Fasern stehen. Von anderen oder ähnlichen Thatsachen ausgehend haben Strasburger und seine Schüler schon früher diese Hypothese zu begründen versucht.

Ich will hier meiner Versuche gedenken, welche zwar bisher noch nicht abgeschlossen sind, jedoch schon jetzt einige Schlüsse gestatten. Plasmolysiert man Wurzeln von Vicia faba (z. B. in 12 % Traubenzucker) und lässt sie längere Zeit in der plasmolysierenden Flüssigkeit, so werden die Teilungsprozesse sistiert, die achromatischen Fäserchen zerfallen in körnige Massen (Němec V) und in Wurzeln, weilche eine halbe oder dreiviertel Stunden

plasmolysiert geblieben sind, sieht man an der Stelle der ursprünglich hier vorhandenen achromatischen Fäserchen nucleolenartige Körperchen. Dieselben zeigen Eigenschaften echter Nucleolen (sind erythrophil, nicht verdaubar in Pepsin etc.). Was ist unterdessen mit den Nucleolen ruhender Kerne geschehen? Um die Kerne sind Vacuolen entstanden, die Kerne selbst werden vacuolisiert und die Vacuolen kommen in dünne intervacuoläre Lamellen zu liegen. Dieser letzte Umstand trägt wohl bei (Pfeffer I), dass die Nucleolen in die circumnucleären Vacuolen ausgestossen werden. Hier quellen sie an, werden vacuolig, was auf Lösungsprozesse hindeutet, und verschwinden schliesslich. Man sieht also: Nachdem die Teilungsprozesse sistiert werden, erscheinen Nucleolen, jedoch nach vorausgegangenem Zerfallen der achromatischen Fäserchen und zweitens, dass extranucleäre Nucleolen aufgelöst werden können.

Diese Thatsachen könnten die oben ausgesprochene Meinung über die Beziehungen zwischen Nucleolen und achromatischen Fäserchen bestätigen. Es darf jedoch nicht vergessen werden, dass noch eine andere Erklärung möglich ist. Die Bildung der Fäserchen und Lösung der Nucleolen (oder umgekehrt) könnten zwei ganz verschiedene Vorgänge sein, welche nur das gemeinsame an sich haben, dass sie gleichzeitig vor sich gehen. Übrigens scheint die Nucleolarmasse in ihrer Quantität beträchtlichen Schwankungen zu unterliegen. Dass sie mit der Teilung in irgend welcher Verbindung steht, ist unleugbar. Ich bin überzeugt, dass sich auch die Veränderungen in der Grösse der Nucleolen, welche Fr. Schwarz (I) konstatiert hat, in Beziehungen zur Teilungsfähigkeit der Zellen bringen lassen. In der Wurzelspitze von Roripa silvestris, sowie von Panicum miliaceum habe ich gefunden, dass an der Spitze selbst, wo man selten Teilungsfiguren findet, auch die Nucleolen sehr klein sind. Weiter nach oben werden Teilungsfiguren immer häufiger und auch die Nucleolen grösser. Dann sinkt wiederum die Zahl der Teilungen und es nehmen auch die Nucleolen in ihrer Grösse etwas ab, allerdings noch ziemlich lange nach dem Stillstande der Teilungsprozesse.

Für die Teilung selbst ist am wichtigsten die Erscheinung, dass die Chromosomen, der einzige Teil des Mutterkerns, dessen Continuität sich mit unseren Methoden nachweisen lässt, sich gegen die Pole bewegen und hier neuen Kernen Ursprung geben. Für

diese Bewegung wurden verschiedene Erklärungsursachen herangezogen; unter anderem wurde auch die sogenannte Muskeltheorie (van Beneden) aufgestellt, welche die Bewegung der Chromosomen einer Contraction der sogenannten Zugfasern zuschreibt. Wir haben jedoch gesehen, dass bei Alnus glutinosa die Nucleolen sich gegen die Pole ganz regelmässig bewegen, ohne überhaupt mit irgendwelchen Fäserchen in Berührung zu kommen, dass weiter diese Nucleolen nie über die Pole hinaus in das Cytoplasma gelangen, vielmehr an derselben Stelle stehen bleiben, wo später die Chromosomen zu stehen kommen.

Überhaupt lassen sich während der Teilungsprozesse folgende Bewegungen der Chromosomen und Nucleolen feststellen: Nachdem die Kernmembran aufgelöst ist, bewegen sich die Chromosomen, sowie der Nucleolus (beide ohne mit achromatischen Fäserchen in Berührung zu stehen) gegen die Äquatorialfläche. Sodann treten erst die Chromosomen mit den Fasern in Berührung, gleichzeitig bewegt sich die Nucleolenmasse gegen die Pole, was ein Erscheinen von hantelförmigen Figuren zufolge hat und schliesslich erfolgt eine Teilung (diese muss nicht immer ganz regelmässig sein) der Nucleolen. Die Hälften gelangen an die Pole, bleiben hier jedoch stehen. Erst jetzt oder später beginnen auch die Chromosomen gegen die Pole sich zu bewegen.

Es fragt sich da, ob die Bewegungen der Nucleolen und Chromosomen von gleichen Kräften zu stande gebracht werden. Zunächst ist daran zu denken, dass die Nucleolen — in den uns interessierenden Fällen flüssig sind, ihre Teilung und weitere Bewegung könnte nun durch eine Veränderung oder Umkehrung der Oberflächenspannung an ihrer äquatorialen Zone hervorgerufen werden. Dass sich die Nucleolen nicht über die Pole hinaus bewegen, könnte darin seinen Grund haben, dass sich ihnen das dichte, den Teilungsraum umgebende Cytoplasma in den Weg stellt. Oder aber die Nucleolen werden durch dieselben Kräfte vom Äquator an die Pole gebracht und dann ist ganz klar, dass die Muskelthorie, gegen welche übrigens zahlreiche Einwände erhoben wurden, hier keine Geltung haben kann. Denn die Nucleolen bewegen sich an die Pole noch schneller als die Chromosomen, obzwar sie mit keinen Zugfasern in Verbindung stehen. Für die Bewegung der Chromosomen an die Pole habe ich früher (Němec I)

die dicken, während der Metakinesis beide Tochterchromosomen verbindenden Fasern verantwortlich gemacht und speziell dabei hervorgehoben, dass diese dicken, später granulos degenerierenden Fasern die Verlängerung der Figur während der Metakinesis und die Verschiebung der Chromosomen über die ursprünglichen Pole hinaus bewirken könnten. Dazu würde ein einfaches Wachstum dichter Plasmastreifen zwischen den Tochterchromosomen genügen. Diese Anschauung scheint mir noch heute plausibel zu sein, für den Fall, dass die achromatische Figur doch an der Bewegung der Chromosomen beteiligt ist und die Nucleolen durch andere Kräfte an die Pole gebracht werden als die Chromosomen.

Doch handelt es sich bekanntlich bei der Kernteilung nicht nur um die Verteilung der Chromosomen, vielmehr fällt auch der Verteilung der übrigen Teile des plasmatischen Zelleninhaltes eine wichtige Rolle zu. Man möge nur der Furchung des tierischen Eies gedenken, wie viel hier gleiche oder ungleiche Verteilung der cytoplasmatischen Bestandteile bedeutet. Mir scheint, dass bei jeder Teilung neben den Chromosomen auch andere Stoffe gesetzmässig verteilt werden. In diesem Sinne möchte ich auf die granulären um den Mutterkern herum erscheinenden Massen hinweisen, die dann an den Polen der Tochterkerne erscheinen und ein Bestandteil der neuen Tochterzelle werden. So lassen sich vielleicht auch die Erscheinungen in einigen Pflanzenzellen deuten, wo centrosomenähnliche Gebilde vorkommen, die jedoch meist nur als Centra dichter Plasmaansammlungen auftreten. Ein schönes Beispiel giebt z. B. die Teilung bei der Bildung der Tetrasporen bei Florideen, wie sie unlängst Davis (I) beschrieben hat. Ich konnte einige ähnliche Vorgänge im vegetativen Gewebe der Laubmoose feststellen. Es ist interessant, dass hier meist in diesen Ansammlungen auch Chlorophylkörper oder Leucoplaste versammelt erscheinen, welche Erscheinung auch bei der Sporenbildung (z. B. bei Anthoceros nach Strasburger II) zu sehen ist. Auch solche Organula werden dadurch gesetzmässig verteilt.

Über die Bedeutung der achromatischen Figur wissen wir bisher allzuwenig. Ich halte noch immer an einer, schon früher von mir ausgesprochenen Meinung fest, dass dieselbe ein Ausdruck gewisser in bestimmten Richtungen vor sich gehenden chemischen Aktionen ist, dass die durch diese Aktionen hervorgerufenen Struk-

turen jedoch später verschiedenartig umgelagert werden können. Für die Bildung derartiger Strukturen hat man Analoga besonders in tierischen Zellen, wo thatsächlich faserige Strukturen gleichzeitig mit chemischen Aktionen oder Translocationen von locker gebundenen Stoffen in bestimmten Richtungen auftreten (Němec VII). Worin jedoch die Funktion der achromatischen Strukturen bestehen sollte, das kann man kaum vermuten. — Nahe liegt ein aus morphologischen Beobachtungen möglich erscheinender Schluss, dass es sich bei der Kernteilung auch um eine gesetzmässige Verteilung der die faserigen Strukturen bildenden Stoffe handelt, doch ist bisher nicht erwiesen, ob es sich hier einerseits um einheitliche Stoffe handelt und andererseits ob diese Strukturen überhaupt chemisch verschieden sind vom übrigen Cytoplasma. Wäre es erwiesen, dass man es hier mit einheitlichen und chemisch distinkten Stoffen zu thun hätte, wäre natürlich Strasburgers Theorie von dem Kinoplasma (Filarplasma) höchst wahrscheinlich. Ehe man jedoch über diese Fragen wird ernst discutieren können, wird noch viel experimentelle und mikrochemische Arbeit auszuführen nötig sein.

Zu Ende will ich noch eine kurze Bemerkung über die Bedeutung der Fäserchen, welche ich als „Polstrahlung" bezeichnet habe, und welche mit der typischen Polstrahlung, wenigstens mit einem Teile derselben, wie uns dieselbe in Zellen mit Centrosomen entgegentritt, sich ganz gut vergleichen lässt. Diesen Fasern habe ich in meiner ersten cytologischen Arbeit (Němec I] die Funktion zugeschrieben, dass sie die Figur besonders während der Anaphasis in richtige Stellung drehen. Später sind in mir Zweifel entstanden, ob eine solche Annahme berechtigt ist. Und als ich erkannte, dass die Teilungsfiguren auch durch mechanische Kräfte in bestimmte Richtungen gebracht werden können, meinte ich, dass ein so kompliziertes Fasersystem, wie es eben die erwähnten Fäserchen vorstellen, schief stehende Figuren in ihrer Lage gegen die mechanischen Faktoren halten könnte (Němec IV).

Ich muss zugestehen, dass man selbst aus ganz auffallenden formalen Verhältnissen, wie solche uns z. B. Figur 12 darstellt, nicht auf aktive Thätigkeit einer Struktur schliessen kann. Man könnte bei der Figur 12, welche sich an bestimmte Teilungen in dem Stämmchen von Mnium cuspidatum bezieht, nach der auffallenden Entwicklung der achromatischen Figur meinen, dass die schweif-

artige grosse Hälfte die achromatische Figur in eine Ecke der Zelle herabgedrückt hat. Doch kann dem entgegen gesagt werden, dass sich vielleicht diese Hälfte sekundär so auffallend entwickelt hatte, weil sie Raum und Cytoplasma genug zur Verfügung hatte. Ebenso verhält sich's in allen anderen Fällen, wo man feststellen kann, dass die Figur eine andere als centrale Stellung annimmt. Da lässt sich zwar immer auch eine besondere Ausbildung gewisser Fasern bemerken, doch kann man vorläufig nur dieses aparte Verhältnis konstatieren, ohne demselben sofort aktive Funktionen zuzuschreiben. A priori sind diese allerdings nicht zu verwerfen und von diesem Standpunkte ist Miehes (I) Arbeit ganz interessant, besonders weil sie auch an einigen Experimenten basiert.

Strasburgers letzte Arbeit[1]) habe ich erst während des Druckes dieser Arbeit kennen gelernt, dennoch will ich einige Worte seiner Zurückweisung (p. 212) meiner Ansicht über die Homodynamität des Kerns und Centrosoms widmen. Da muss ich zunächst bemerken, dass eben die neueren Arbeiten über das typische Centrosoma (z. B. Herfort, Anat. Anz. 1899) gezeigt haben, dass die Ansammlung des kinoplasmatischen Materials um die Centrosomen gar nicht radiär auftritt, vielmehr ganz ähnlich, wie dieser Prozess z. B. um die Kerne der Pollenmutterzellen von Larix oder in den beschriebenen Vorgängen bei Azolla vor sich geht. Weiter kann man ebenso radiäre Figuren um die Kerne herum finden wie um die Centrosomen, obzwar allerdings die filzartige Anordnung um die Kerne herum häufiger auftritt. Doch ist eine homodyname Wirkung zweier Organe auch dann möglich, wenn sie sich nicht eben in gleichen topographischen Beziehungen zeigt. Diese können durch qualitativ ganz verschiedene Ursachen bewirkt werden. Weil nun die Strophe, Metakinesis und Anaphasis in Zellen mit und ohne Centrosomen ganz gleich sich verhalten, in den ersten Stadien der Prophasis jedoch der Kern nicht nur topographisch, sondern, wie Versuche zeigen, auch physiologisch aktiv als Zentrum auftritt, habe ich die Bedeutung und Homodynamität beider Organe eben in dieses Stadium verlegt. Ich will

[1]) Strasburger, E., Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena, 1900.

gar nicht vergleichende Angaben heranziehen, wo das Centrosoma noch topographisch zum Kerne selbst Beziehungen zeigt und die sich sicher in meiner Hypothese verwerten liessen.

Strasburger sagt weiter, dass es näher liegt, nach Aktionscentren dort zu suchen, wo die Spindelfasern konvergieren, sie an den Polen somit zu vermuten und nicht in dem zwischen den Polen liegenden Kern. Die Centra wurden thatsächlich dort vermutet, auch viel gesucht und ihr Fund fingiert, doch hat sich eben Strasburger und seine Schüler das grosse Verdienst erworben, da sie gezeigt haben, dass Centrosomen in gewissen Pflanzenzellen gar nicht vorkommen. Mir scheint daraus die Berechtigung zu folgen, eher Aktionscentra anderswo zu suchen, als dieselben da zu vermuten, wo sie nicht vorkommen. Übrigens thun es die parallelfaserigen Figuren, wie man sie bei zahlreichen Dikotylen und einigen Monokotylen findet, ein polar gelegenes Zentrum a priori ganz unwahrscheinlich, denn die Fasern endigen blind, ganz anders als in zoologischen garbenförmigen Figuren. Strasburger scheint mir immer noch daran zu zweifeln, dass es Zellen ohne Centrosomen geben kann. Darum fehlen ihm dieselben an den Polen der Figur. Ich meine hingegen, dass man sich an die jetzt schon zur Genüge festgestellten Thatsachen halten muss und nicht etwas vermuten darf, was sich nicht sehen oder in seiner Funktion nachweisen lässt.

Angeführte Litteratur.

D a v i s, B. M., I, Kernteilung in der Tetrasporen-Mutterzelle bei Corallina officinalis var. mediterranea. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1898.

D e m o o r, J., I, Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Arch. de Biol. T. 13, 1895.

H e r t w i g, O., I, Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft II, 1897.

H o f, I, Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Cbt. Bd. 49, 1898.

K o s t a n e c k i, K., I, Über die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältnis zur Teilung des Zellleibes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 49.

L a w d o w s k i, M., I, Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. Anat. Hefte Bd. 4, 1894.

M i e h e, H., I, Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Bot. Cbt. Bd. 78, 1899.

M o r g a n, T. H., I, The Action of Salt Solution on the unfertilized and fertilized Eggs of Arbazia and of other Animals. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen Bd. 8, 1899.

N ě m e c, B., I, Cytologische Untersuchungen an Vegetatationspunkten der Pflanzen. Sitzungsber. d. Kön. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1897.

— II, Kern- und Zellteilung bei Solanum tuberosum. Flora, 1899.

— III, Über das Centrosoma der tierischen Zellen und die homodynamen Organe bei den Pflanzen. Anat. Anz. 1898.

— IV, Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33.

— V, Beiträge zur Physiologie und Morphologie der pflanzlichen Zelle (böhmisch). Sitzungsber. d. Kön. böhm. Ges. d. Wiss., Prag 1899.

— Über den Einfluss niedriger Temperaturen auf meristematische Gewebe. Ibidem, 1899.

— VII, Studie o Isopodech. Ibidem, 189[illegible].

O s t e r h o u t, W. J. W., I, Über Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.

P f e f f e r, W., I, Über Aufnahme und Ausgabe von ungelösten Körpern. XVI. Bd. d. Abh. d. math.-naturw. Kl. d. sächs. Ges. d. Wiss., 1890.

Rabl, J., I, Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. 10, 1885.
Rosen, F., I, Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 7.
Samassa, P., I, Über die Einwirkung von Gasen etc. Verh. d. Naturh.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F., Bd. VI, 1898.
Schwarz, F., I, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des pflanzlichen Protoplasmas. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 5.
Strasburger, E. I, Über Kern- und Zellteilung. Histol. Beitr. H. 1, 1888.
— II, Zellbildung und Zellteilung. III. Ausg. 1880.
van Wisselingh, O. I, Über den Nucleolus von Spirogyra. Botan. Ztg., 56. Jahrg. 1898.
Ziegler, H. E., I, Experimentelle Studien über die Zellteilung II. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen Bd. 6, 1898.
Zimmermann, A., I, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1898.

Physiologische Experimente über das Wachstum und die Keimung einiger Pflanzen unter vermindertem Luftdruck.

Von

Friedrich Schaible.

I.

1. Verschiedene Forscher, von welchen ich nur Alexander von Humboldt[1] und Senebier[2] nennen möchte, schreiben dem Luftdruck eine grosse Bedeutung für das Leben der Pflanzen zu, während andere dieselbe in Abrede ziehen resp. über sie schweigen an Stellen, wo man wenigstens nach einer Bemerkung über sie sucht; so Kerner v. Marilaun,[3] Bonnier[4] und Schimper.[5]

Experimentell haben mit diesem Problem insbesondere vier Autoren sich befasst: Döbereiner,[6] Paul Bert,[7] A. Wieler[8] und Paul Jaccard.[9] Von der Nennung weiterer Forscher kann ich absehen, da in den genannten Arbeiten, besonders in der Wielerschen, gebührend Rücksicht auf sie genommen wird, und mein Verhältnis zu ihnen sich aus dem zu den vier genannten von selbst ergiebt. Da

---

[1] Alexander von Humboldt, Ansichten der Natur: Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. 14. Anmerkung. 2. Auflage, 1826. 2. Bd, p. 89.

[2] Senebier, Physiologie végétale. T. III, p. 105.

[3] Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, Bd. II, p. 501 ff.

[4] Nach Schimper, Pflanzengeographie, p. 749 ff.

[5] Ebenda.

[6] Gilberts Annalen, 72. Bd., 1822, XII, p. 212, Phyto-electrochemische Versuche.

[7] Paul Bert, La pression barométrique. V Chapitre.

[8] A. Wieler, Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. Untersuchungen aus dem bot. Inst. Tübingen. I. 1881—1885.

[9] Paul Jaccard, Influence de la pression des gaz sur le développement des végétaux in Comptes rendus hebd. des séances de l'acad. des sciences 116. 1893, p. 830 ff.

überdies meine Experimente unter Pressionen erfolgten, die geringer waren als die einer Atmosphäre, so kann ich in meiner Abhandlung auch schweigen zu allen jenen Untersuchungen, die unter höherem Druck gemacht wurden, wie solche in den betreffenden Kapiteln der Arbeiten von P. Bert, Wieler, Jaccard und namentlich von Stefan Jentys[1] behandelt werden.

Döbereiner liess Gerste keimen in befeuchteter Heidedammerde a) in halbverdünnter Luft, 14 Pariser Zoll, und zum Vergleich mit dieser b) in doppelt verdichteter Luft, 56 Pariser Zoll. Jede der beiden Glocken hatte einen Inhalt von 320 Kubikzoll. Das Keimen erfolgte bei beiden „gleichzeitig und gleichgrün". Nach 14 Tagen waren die Keimpflanzen in der verdünnten Luft 6 Zoll lang, die in der verdichteten hatten eine Länge von 9 Zoll. Jene waren entfaltet und weich, an den Oberflächen, besonders an den Spitzen, mit Tropfen behangen, diese von unten auf halmartig zusammengerollt und dicht, auf der Oberfläche fast ganz trocken. Daraus schloss Döbereiner, dass das geringere Wachstum auf den Bergen von der verdünnten Luft herrühre. Weiter berichtet er, was ein junger Engländer, welcher als Gefangener durch das spanische Amerika gereist war, erzählte. Derselbe habe gesehen, wie auf den höchsten Gebirgen die Bäume auch bei trockener Witterung immerfort Wasser ausgeschwitzt und dieses in Form von Tropfen abgegeben hätten.

Paul Bert schon führt mit Recht an, dass die Döbereinerschen Experimente keinen grossen Wert haben, weil „le point de comparaison," „le témoin," die Kultur unter normalem Druck, fehle. Der Vollständigkeit seines schon genannten umfangreichen Werkes „la pression barométrique" halber behandelt er auch geschwind im 1. Teil des V. Kapitels „l'influence des modifications de la pression barométrique sur les végétaux." Dabei widmet er der Keimung und dem Wachstum je besondere Paragraphen. Er sagt, er habe in den Keimungsversuchen wertvollere Resultate erzielt, als in denen des Wachstums, da letztere ungleich schwieriger zu machen gewesen seien. Zu seinen Experimenten benützte er Gerste und Kresse, gesät in feuchte Erde oder auf Filtrierpapier, und für das Wachstum noch Mimosa pudica. Damit die Pflanzen annähernd

[1] Stefan Jentys, Über den Einfluss hoher Sauerstoffpressungen auf das Wachstum der Pflanzen. Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen. II. 1886—1888.

das gleiche Quantum Luft zur Verfügung hatten, wählte er den Kubik-Inhalt der Glocke im entsprechenden Verhältnis zum betreffenden Druck: für normalen Druck nahm er eine mit 2,2 l, für 50 cm Druck eine mit 7,1 l und für 25 cm Druck eine solche mit 11 l Inhalt. Während der Dauer der einzelnen Experimente öffnete er wiederholt den Rezipienten, erneuerte die Luft und evakuierte aufs neue. Messung und Wägung ergaben, dass Keimung und Wachstum in direktem Verhältnis zum Druck stehen: je geringer der Druck, desto geringer die Keimung in der Zahl, desto kleiner die Keimlinge beim Abschluss der Experimente, desto langsamer das Wachstum und desto rascher der Eintritt der Unempfindlichkeit und des Todes bei Sinnpflanzen. Weiter schreibt er: „Il était intéréssant de chercher à quelle limite inférieure de pression se peut faire la germination.“ Er stellt auch diesbezügliche Untersuchungen an, deren Resultate jedoch teilweise im Widerspruch stehen zu denen von Kabsch.[1] Die Grenze des Wachstums liess er unberücksichtigt. Dieser Mangel bestimmte wohl die Tübinger naturwissenschaftliche Fakultät, diesen Gegenstand im Jahr 1880 als Preisaufgabe zu stellen.

A. Wieler, dessen Arbeit preisgekrönt wurde, präzisiert dieselbe nach einer geschichtlichen Einleitung in zwei Fragen:

a) Welche Verminderung des Sauerstoff-Gehaltes der atmosphärischen Luft ist nötig, um das Wachstum der Pflanzen zum Stillstand zu bringen?

b) Wie weit muss der Sauerstoffgehalt der umgebenden Luft sinken, um das Wachstum zu verlangsamen?

Sein zur Beantwortung dieser Fragen eigens konstruierter, sinnreicher Apparat ist nur darauf berechnet, den Grad der Verdünnung zu bestimmen, bei welchem das Wachstum nach kürzerer Zeit aufhört. „Käme es darauf an, den Verlauf desselben bei einem minimalen Sauerstoffgehalt zu verfolgen, so müssten die Versuche derartig angestellt werden, dass dieser Sauerstoffgehalt stets der gleiche bliebe.“[2] Er evakuierte mittelst einer Arzbergerschen Wasserstrahlpumpe seinen Rezipienten auf einen beliebigen Druck, dann liess er Wasserstoff zuströmen, bis der normale Druck wieder hergestellt war. Alsdann evakuierte er aufs neue u. s. w. Auf diese Weise war es ihm möglich, jeden Grad der Luftverdünnung

[1] Botanische Zeitung, 1862, p. 342 ff.

[2] l. c. p. 196.

und in dieser Verdünnung dann wieder jeden beliebigen Partiärdruck des Sauerstoffs herzustellen. Hatte er den gewünschten Druck, dann stellte er die Leitung ab. Sein Verschluss sei so vorzüglich gewesen, dass er mehrere Tage hindurch vollständig dicht gehalten habe. Das Wachstum seiner Pflanzenkulturen, die in Helianthus annuus, Vicia Faba, Lupinus luteus, Brassica Napus, Cucurbita Pepo, Ricinus communis, Bellis perennis, Coprinus lagopus, Mucor Mucedo, Phycomyces nitens bestanden, kontrollierte er mit dem wagrecht gestellten Mikroskop. Nach einiger Zeit nahm er sie aus diesen Verhältnissen heraus und brachte sie — also dieselben Pflanzen — in normale Luft, wo er ihr Wachstum wieder beobachtete. Dann setzte er die Pflanzen wieder unter geringeren Druck u. s. f. Er fand, dass sie im luftverdünnten Raum nicht langsamer, sondern schneller wachsen und dass ihr Wachstums-Optimum zwischen 100 und 200 mm Barometerstand liegt.

Paul Jaccard tadelt an den Wielerschen Untersuchungen, dass sie an einer nicht genügenden Zahl von Arten, desgleichen in nicht genügender Zeitdauer ausgeführt worden seien. Er benützte sodann eine erhebliche Zahl von Arten, über 50 im ganzen, und zwar alle möglichen: Blé, Lupin, Radis etc.; Maïs, Moutarde, Sarrasin, Fève etc.; Oignon, Muscari etc.; Crosne, Pomme de terre, Oxalis etc.; Cardamine, Primevère, Pâquerette etc.; Pelargonium, Alisma, Véronique, Jones, Iris. Er fand, dass sie in verdünnter Luft ihr Wachstum beschleunigten und proportional damit die Form änderten. „Entre les pressions de 10 cm à 40 cm, la croissance peut être deux fois, trois fois ou même six fois plus grande que dans l'air ordinaire. A cet accroissement rapide correspondent de grandes variations de forme. Dans l'air déprimé les tiges sont plus longues et plus minces, ont une tendance manifeste à se ramifier et donnent souvent naissance à des racines aériennes allongées; les feuilles sont plus grandes et plus étalées; la plante toute entiére est plus élancée.“ Jedoch konnte ich aus der mir vorliegenden Arbeit nicht herausfinden, mit welchen Apparaten Jaccard arbeitete, namentlich fand ich nichts darüber, wie er es anstellte, um für seine Kulturen, die längere Zeit beobachtet wurden, denselben konstanten Druck und dieselbe Zusammensetzung der Luft zu haben. Ich vermute aber, dass er es machte wie P. Bert, somit die Luft von Zeit zu Zeit erneuerte.

Bestärkt wurde ich in dieser Vermutung dadurch, dass er teilweise — allerdings für seine Experimente in komprimierter Luft — sogar die P. Bertschen Apparate benützte,[1] sodann durch die Thatsache, dass er diese Lufterneuerungen keiner Kritik unterwarf. Nach meiner Meinung bilden gerade sie die Achillesferse an der P. Bertschen Arbeit und lassen deren Resultate nicht einwandfrei erscheinen. Der Vorwurf des fortwährenden Wechsels gilt aber ganz besonders auch für die Wielerschen Experimente, an welchen ich noch in Übereinstimmung mit P. Jaccard die Kürze der Zeitdauer als einen wesentlichen Mangel betrachte. Dazu kommt bei allen drei zuletzt genannten Forschern noch als weitere Fehlerquelle die, dass die Kulturen in der Zeit zwischen zwei Lufterneuerungen in stagnierender Luft standen, deren Zusammensetzung durch die Thätigkeit der Pflanzen sich doch fortwährend ändern musste.

2. Mein Plan ging aus diesen Gründen dahin, einen Apparat aufzubauen, durch den diese Fehler vermieden werden, in welchem somit die Pflanzen längere Zeit bleiben und wachsen können, ohne sich in stagnierender Luft zu befinden und ohne wiederholten Evakuationen unterworfen werden zu müssen. Alles dies wurde nach dem Vorschlag des Herrn Prof. Dr. Koch erreicht

a) durch Anwendung der Bunsenschen Wasserstrahlluftpumpe, welche während der Dauer meiner Versuche kontinuierlich in Thätigkeit blieb und

b) durch Einsetzen einer Kapillarröhre in den durchbohrten Kautschukpfropfen, welcher den tubulierten Rezipienten von oben verschloss. Durch diese Röhre wurde in den verdünnten Luftraum fortwährend Luft aspiriert.

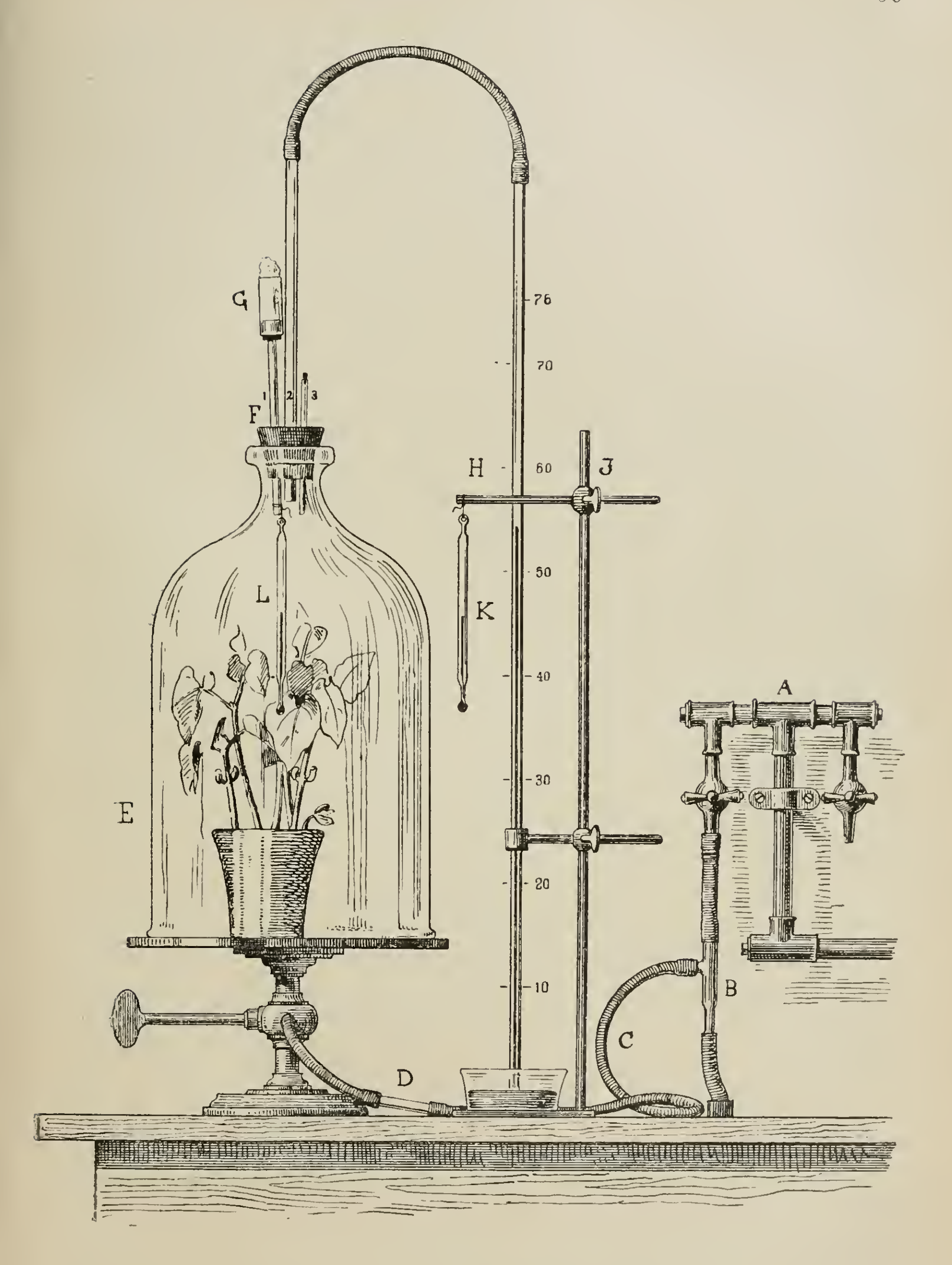
Nach mehreren misslungenen Versuchen glückte mir endlich die Zusammensetzung eines tadellos funktionierenden Apparates, welchen ich zunächst eingehender beschreiben möchte (cf. hierzu die Abbildung pag. 99).

An die Wasserleitung (A) wird die Luftpumpe (B) mittelst eines kräftigen Schlauches befestigt. Nach unten führt das Abflussrohr, durch einen Schlauch verlängert. Zum Rezipienten (E) führt ein widerstandsfähiger Schlauch (C), in welchen zum beliebigen Öffnen eine Glasröhre (D) eingesetzt ist. Der Rezipient wird durch einen dreifach durchbohrten Kautschukpfropfen (F) ver-

[1] Cf. Anmerkung 3 auf Seite 831.

schlossen. Durch dessen erste Öffnung geht die Kapillare, durch die zweite das Manometer und durch die dritte ein luftdicht schliessender Glasstöpsel. Die Kapillare steckt an ihrem freien Ende mittelst eines aufgesteckten Korkes in einer weiteren Röhre (G), welche mit Watte verstopft ist. Durch diese Watte werden feinste Staubteilchen aufgehalten, welche, in die Kapillare eingedrungen, dieselbe verstopfen würden. Die zu den ersten Versuchen benützte Kapillare hatte eine Länge von 235 mm und einen Lumen-Radius von 0,226 mm. Letzteren habe ich im physikalischen Institut nach der gebräuchlichen Methode berechnet. Das Manometer (H) liesse sich wohl innerhalb des Rezipienten anbringen, besonders dann, wenn derselbe genügend gross wäre oder wenn man ein kürzeres Heberbarometer benützen würde. Doch fand ich seinen Stand ausserhalb zweckmässiger. Nur ist dabei zu beachten, dass die Ablesung entgegen unserer sonstigen Gewöhnung zu geschehen hat; denn je verdünnter die Luft im Rezipienten wird, desto höher steigt das Quecksilber und umgekehrt. Ist der Luftdruck innerhalb und ausserhalb des Rezipienten derselbe, so steht mein Barometer auf Null, sonst auf 760 resp. in Stuttgart durchschnittlich auf 741 mm, in Heidelberg auf 745 mm; arbeitet die Luftpumpe, so fängt es an zu steigen, sonst zu fallen; und beim absoluten Vakuum im Rezipienten stünde es auf 760 resp. 741 mm, sonst auf Null. Die Pumpe funktionierte so vorzüglich, dass bei vollständig geöffnetem Wasserhahn der Manometerstand 736 mm betrug, selbstverständlich wenn die Kapillare nicht aufgesetzt war. War dies der Fall, so fiel das Manometer bis 600 mm. Wird in die dritte Öffnung des Kautschukpfropfens ein Glastrichter gesteckt, an dessen Röhre, die länger sein muss als die der gewöhnlichen Trichter, ein luftdicht schliessender Glashahn sich befindet, so ist es möglich, durch diesen die Pflanzen unter dem Rezipienten zu begiessen, ohne dass das Manometer sich ändert (cf. Abbildung pag. 35 W und W_1). In meinem Versuchsraum konnte ich jedoch von dieser Einrichtung absehen. Das Manometer ist in dem Stativ (I) befestigt. Ausserdem sind noch zwei, nach einem Geisslerschen Thermometer in Übereinstimmung gebrachte Thermometer in gleicher Höhe angebracht, eines (K) am Stativ, das andere (L) unter dem Rezipienten an einer der vorstehenden Röhren. Der benützte Rezipient hatte einen Inhalt von 14 960 cm^3 = 14,960 l.

Die Frage nach der Menge Luft, welche durch die Kapillare



G
1
2
3
F
76
70
H
60
J
50
L
K
40
A
30
E
20
10
B
C
D

einströmt, habe ich auf doppelte Weise zu lösen versucht, experimentell und durch Berechnung nach dem Poiseuilleschen Gesetz.

Zum Experiment benützte ich einen Hahn-Stechheber mit 1250 cm³ Inhalt. Auf diesen setzte ich einen luftdicht schliessenden, einfach durchbohrten Kautschukpfropfen. Ich nahm den Rezipienten vom Teller ab, legte ihn um, zwängte hierauf den Stechheber mittelst des durchbohrten Pfropfens an die Kapillare, so dass er an dieser hängend schwebte, wenn der Rezipient wieder aufgerichtet war. Vorher hatte ich auf den nach oben vorstehenden Teil der Kapillare einen luftdicht schliessenden Schlauch gesetzt. Nachdem der Hahn des Stechhebers geöffnet war, setzte ich den Rezipienten wieder auf den Teller, verschloss luftdicht und liess die Pumpe arbeiten. Sobald die gewünschte Barometerhöhe erreicht war, nahm ich den Schlauch von dem Kapillarrohr, worauf Luft einströmte und das Wasser gleichzeitig abfloss. Aus der Zeit, welche zur Leerung des Stechhebers notwendig war, und dessen Inhalt war es nun möglich, die Menge Luft zu berechnen, die in jedem beliebigen Zeitraum einströmte. Beispielsweise entleerte er sich bei einem Manometerstand von 540—550 mm in zehn Versuchen in 70, 69, 71, 68, 70, 69, 68, 70, 70, 70 Sekunden, macht im Mittel 69,5 Sekunden = 1250 cm³, für eine Sekunde = 17,98 cm³ und für eine Minute 1096,8 cm³.

Das Poiseuillesche Gesetz lautet nach Warburgs Experimentalphysik:

$$V = \frac{\pi \cdot p \cdot R^4}{8 \cdot l \cdot \mu} \cdot t.$$

V ist das in der Zeit t einströmende Volumen, p die Druckdifferenz an den Enden des Rohres in Dynen auf 1 cm², l und R Länge und Halbmesser des Rohres in Centimetern und μ der Reibungskoëffizient. Um in dem oben angeführten Beispiele von 545 mm Manometerstand weiter zu reden ist p in Dynen $= \frac{1032{,}8 \cdot 545 \cdot 981}{760}$, der Reibungskoëffizient für trockene Luft ist 0,00018, und da im absoluten Mass Sekunde und Centimeter zu grunde liegen, ich aber beim Experiment die Minute nahm, so ist t = 60 und der Radius = 0,0226 cm; somit ist

$$V = \frac{\pi \cdot 1032{,}8 \cdot 545 \cdot 981 \cdot 0{,}0226^4}{8 \cdot 760 \cdot 23{,}5 \cdot 0{,}00018} \cdot 60 = 1060{,}80 \text{ cm}^3,$$

macht für eine Sekunde 17,68 cm^3. Die Differenz von 36 cm^3 pro Minute erklärt sich wohl aus dem Druck, welcher im Stechheber durch das Gewicht der Wassermenge bewirkt wird, auch dürfte diesem Druck ein anderer Reibungskoëffizient zur Seite stehen, da bei meinen Versuchen die Luft nahezu dampfgesättigt war. Jedoch zufrieden mit dieser annähernden Übereinstimmung beider Resultate habe ich für weitere Berechnungen das Poiseuillesche Gesetz benützt. Falls eine Steigerung der Verdünnung mit dieser Zusammenstellung nicht mehr möglich ist, brauche ich bloss eine längere bezw. feinere Kapillare einzusetzen. Umgekehrt, wenn die Pumpe zu stark funktioniert, kann ich ihre Leistung dadurch mindern, dass ich an Stelle der gewöhnlichen Glasröhre D eine Kapillare bringe, kürzer oder länger, je nach Bedürfnis. So ist es möglich, jede Verdünnung herzustellen und konstant zu erhalten.

Um ohne Begiessen genügend Wasser für meine Pfleglinge zu bekommen, stellte ich versuchsweise meinen Apparat in ein feuchtes Lokal. Dasselbe liegt im Gebäude des alten chemischen Laboratoriums in Stuttgart vollständig zu ebener Erde, in dicken Grundmauern. Sonnenschein dringt wenig herein. Auch wird es, da es unbenützt steht, wenig oder gar nicht gelüftet. Gleich beim ersten Versuch zeigte es sich, dass meine Pflanzen genügend Wasser hatten. Die Erde blieb dauernd feucht. Ein Begiessen war absolut nicht notwendig, währenddessen die Kontroll-Pflanzen alle zwei bis drei Tage Wasser brauchten. Dasselbe war, wenn auch nicht in dem Masse, bei der zweiten und dritten Kultur der Fall, deren Entwicklung in die Zeit der grössten Trockenheit des Sommers 1897 fiel, wo das Begiessen der Kontroll-Pflanzen jeden Tag notwendig war. Das Lokal, welches ich in Heidelberg benützte, liegt im Hochparterre des botanischen Instituts. Das einzige Fenster desselben sieht gegen Norden. Trotzdem das Zimmer trocken war, hatten auch hier meine Pflanzen unter ihrem Rezipienten Feuchtigkeit genug. Würde keine Luft und mit dieser keine Feuchtigkeit abgesaugt, so läge in dieser Erscheinung nichts Besonderes. Jeder Gärtner kann sie beobachten, wenn er Pflanzen mit einer Glasglocke bedeckt. Die aus dem Boden und aus der Pflanze aufsteigenden Wasserdämpfe sättigen zuerst die eingeschlossene Luft, schlagen sich dann am kühleren Glase nieder und die Tropfen rinnen, wenn sie die nötige Schwere erreicht haben, zu Boden, indem

sie denselben aufs neue befeuchten und so einen Kreislauf im kleinen vollenden. Nun aber geht mit dem abgesaugten Luftstrom immer Feuchtigkeit in Dampfform ab. Bringt der Aspirationsstrom keine, resp. giebt er keine ab, so muss im Rezipienten bald ein Defizit an Wasser eintreten. Thatsächlich trat auch dieser Fall bei meinen Vorversuchen immer nach wenigen Tagen schon ein, so lange ich den Apparat im trockenen physikalischen Institut zu Stuttgart aufgestellt hatte. Zur Erklärung dieser Erscheinung habe ich zunächst untersucht, wie viel Wasser die durchströmende Luft überhaupt mit sich führt. Dabei bemerke ich zum Voraus, dass diese Untersuchungen vom 3.—20. Juli 1897, in einer sehr heissen und trockenen Zeit, ausgeführt wurden.

a) Ich setzte eine $CaCl_2$-Röhre so ein, dass die Luft durch sie hindurch zur Kapillare gelangen musste. Mittelst der Wage fand ich dann, dass die Luft binnen 24 Stunden 19,987 g Wasser mit sich führte.

b) Ich bestimmte mit Daniells Hygrometer den Taupunkt. Derselbe stand in 32 zu verschiedenen Tageszeiten vorgenommenen Messungen zwischen 16 und 17° C. Nach Kohlrauschs Praktischer Physik beträgt die absolute Feuchtigkeit bei 16° Taupunkt 13,5, bei 17° 14,4, also im Mittel 13,95, d. h. da diese Zahlen mit 1 000 000 multipliziert angegeben werden: in 1 cm^3 Luft sind 0,00 001 395 cm^3 Wasser. Nun strömen durch die Kapillare — um wieder das schon mehrfach gebrauchte Beispiel zu benützen — pro Minute 1060 cm^3 Luft, also $1060 \cdot 0{,}00\,001\,395$ cm^3 Wasser $= 0{,}014\,787$ cm^3; giebt für einen Tag 21,29 328 cm^3.

Kommt die Luft in den kühlen Raum des Rezipienten, so wird von dem mitgeführten Wasser dann abgegeben, wenn die Temperatur unter dem Taupunkt steht. Da die Luft in dem Stuttgarter Versuchsraum aussen annähernd dampfgesättigt war, so wurde beim Eintritt in den Rezipienten wohl immer etwas Feuchtigkeit abgegeben. Zuweilen kam es vor, namentlich morgens, dass in meinem Lokal alles feucht war, auch das Hygrometer. Die Luft hatte also bei geringer Temperaturerniedrigung schon einen Teil ihres Wassers an die umgebenden Wände und Geräte niedergeschlagen; in diesen Fällen dann im kühleren Rezipienten noch entsprechend mehr. Auch war es morgens wiederholt der Fall, dass der Taupunkt höher stand als das Thermometer im luftverdünnten Raum; so war beispielsweise

am 8. Juli die Temperatur unter normalem Druck 18,7 ° C., unter vermindertem Druck 17 ° C. und der Taupunkt 18 ° C.

am 17. Juli die Temperatur unter normalem Druck 19,2 ° C., unter vermindertem Druck 18,3 ° C. und der Taupunkt 19 ° C.

am 19. Juli die Temperatur unter normalem Druck 19,5 ° C., unter vermindertem Druck 18,3 ° C. und der Taupunkt 19,4 ° C.

am 20. Juli die Temperatur unter normalem Druck 19,9 ° C., unter vermindertem Druck 18,9 ° C. nnd der Taupunkt 19 ° C.

Am 8. und 17. neigte es zu Gewittern, am 19. war nebliges Wetter, und am 20. war die Nacht vorher Regen niedergegangen. Da insbesondere morgens Taupunkt und Temperatur des Rezipienten wenig differierten, so ist anzunehmen, dass in der kühleren Nacht, wo eine Beobachtung meinerseits unmöglich war, die letztere öfters unter den ersteren herabging, dass also da Wasser abgegeben wurde. Um eine Vorstellung dieser Quantitäten zu bekommen, füge ich folgende Berechnung an: Sinkt die Temperatur unter den Taupunkt um 1 ° C — hier also von 16—17 ° auf 15—16 °, so wird von 1 cm^3 Luft 0,0 000 008 cm^3 Wasser abgegeben, was für meinen Rezipienten in einem Tag 1,22 cm^3 giebt. Bei mehr Graden ist die abgegebene Wassermenge das entsprechende Vielfache von 1,22 cm^3.

Immerhin ist es aber eine Frage, ob in diesen luftverdünnten Räumen die Feuchtigkeitsverhältnisse keine anderen sind. Da mir die zu dieser Bestimmung nötigen Instrumente fehlten, war es mir nicht möglich, diese Frage zu lösen.

Festgestellte Thatsachen sind:

a) dass ich meine Pflanzen fortwährend begiessen musste, so lange mein Apparat im trockenen, gleichmässig geheizten physikalischen Institut stand;

b) in diesem Raume betrug der Temperaturunterschied zwischen aussen (unter normalem Druck) und innen (unter vermindertem Druck) 2 ° C.;

c) sobald ich meinen Apparat im feuchten Lokal aufstellte, war ein Begiessen der in ihm aufgestellten Pflanzen nicht mehr notwendig;

d) hier betrug der Temperaturunterschied im Mai 0,3 ° C. — unter normalem Druck 11,4 ° C., unter vermindertem 11,1 ° C —

im Juni und Juli 0,8° C — unter normalem Druck 19,5° C, unter vermindertem 18,7° C;

e) leitete ich die Luft, bevor sie durch die Kapillare strömte, durch H_2SO_4 oder $CaCl_2$, so war der Temperaturunterschied ebenfalls 2° C;

f) derselbe Unterschied bestand, wenn ich die Kapillare verschloss, also den Luftzutritt verhinderte;

g) liess ich durch Öffnen der Röhre D plötzlich Luft einströmen, so überzog sich innen der Rezipient mit Wasser wie die Fenster beim Schwitzen. Dabei stieg in den Versuchen, welche ich im Juli 1897 machte, das innere Thermometer um 2,2° C, so dass es um 1,4° höher stand als das äussere. Diese Erscheinung ist wohl so zu erklären: dass durch das plötzliche Einströmen die Luft zusammengepresst und dadurch erwärmt wird. Die an das kühlere Glas grenzenden Schichten werden abgekühlt und geben infolge hievon Wasser ab.[1]

Auf Grund dieser Thatsachen ist die Annahme wohl gerechtfertigt, dass neben der fortwährenden Verdunstung zugleich eine fortwährende Kondensation einherging, welche der Verdunstungskälte von 2° eine Verdichtungswärme von 1,2° entgegenstellte, wodurch der Temperaturunterschied auf 0,8° reduziert wurde.

Doch überlasse ich die Erklärung dieser rein physikalischen Erscheinungen Berufeneren, mache aber noch einmal auf die für mich so wichtige Thatsache aufmerksam, dass in den von mir gewählten Lokalen ein Begiessen meiner Kulturen unter dem Rezipienten mit verdünnter Luft nicht nötig war, dass diese selbst im trockenen Juli 1897 hinreichend Feuchtigkeit hatten.

3. Ich experimentierte in drei verschiedenen Luftverdünnungen, wobei ich dieselbe Kapillare benützte. Das erste Experiment machte ich in einer Verdünnung, die einem Barometerstand von 570 bis 580 mm entsprach. Im zweiten steigerte ich die Verdünnung auf 170—180 mm, während ich im dritten eine solche von 180—190 mm

---

[1] Cf. Hanns Hypothese über den Föhn in Rühlmann, p. 806 und Hann: Über den Föhn in Bludenz. Sitzungsbericht der Wiener Akad., II. Abt., Bd. 85, p. 416—440.

hatte, dem Druck einer 1/4 Atm. entsprechend oder einer Höhenlage von über 10 000 m.[1] Dieser dritte Versuch besteht aus den zwei Unterversuchen a und b. Als Objekte benützte ich schnellwachsende Pflanzen: Lepidium sativum, Phaseolus vulgaris und multiflorus sowie Satureja hortensis. Deren Samen säte bezw. steckte ich in gewöhnliche, unglasierte Blumentöpfe, welche mit gründlich durchfeuchteter Gartenerde gefüllt waren. Um die Bildung einer Kruste zu verhindern, bedeckte ich die Samen nach dem Stecken mit trockener Erde. Bei jedem Versuch stellte ich ausserhalb des Rezipienten mit verdünnter Luft in gleicher Höhe und denselben Licht- und Luftverhältnissen d. h. ebenfalls unter einem Rezipienten einen gleichgrossen Blumentopf mit Kontrollpflanzen auf.

Bei jedem Experiment und den ihm nachfolgenden Untersuchungen richtete ich mein Augenmerk auf das Wachstum, die Wasserausscheidung, die Assimilation und den anatomischen Bau meiner Pflanzen. Jenen ersten Punkt bespreche ich nach jedem Versuche besonders, die übrigen dagegen am Schluss im Zusammenhang.

1. Experiment: ausgeführt 1.—24. August 1897 mit Phaseolus vulgaris und Lepidium sativum. Luftdruck 570 — 580 mm (auf meinem Manometer 170—180 mm).

Die Bohnen gingen unter vermindertem und unter normalem Druck gleichzeitig auf und entwickelten sich vollständig gleichmässig. Die nach 24 Tagen an je zehn Exemplaren von Phaseolus vorgenommenen Messungen ergaben folgende Durchschnitts-Resultate:

Exemplare	Länge des Stengels			Dicke des Stengels	Länge		Breite des Blattes	Volumen	Gewicht	
	Wurzel bis Keimblatt	Keimblatt bis 1. Blattpaar	insgesamt		des Blattstiels	des Blattes			lebendes	trokkenes
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	cm³	mg	mg
a) Zur Kontrolle	125,4	63	188,4	6,9	32,4	34	32,8	8,4	7120	1180
b) Unter vermindertem Druck	129	68,5	197,5	7	39,1	41,8	41	8,5	7145	1215

[1] Cf. die Formel nach Kohlrauschs Prakt. Physik:
$h = 18\,450$ m $(\log b_0 - \log b_1)$ $(1 + 0{,}0045\,t)$; dabei ist h = gesuchte Höhe, b_0 und b_1 die beiden Barometerstände, t die Lufttemperatur.

Der Unterschied beider mit Ausnahme der Blätter ist nicht gross, aber immerhin lassen die unter vermindertem Druck gewachsenen Exemplare eine Beschleunigung des Wachstums erkennen.

Deutlicher tritt diese Steigerung bei Lepidium hervor. Die Samen im luftverdünnten Raum keimten zwar später, und in den ersten Tagen standen die jungen Pflänzchen den Kontrollexemplaren in der Grösse etwas nach, aber schon am vierten Tag überholten sie diese, so dass die Messungen folgende Resultate ergaben:

Lepidium sativum mass unter normalem Druck 4,5—5,5 cm,
" " " " vermindertem " 6—7 cm.

Sämtliche Pflanzen hatten hiernach im luftverdünnten Raum ihr Wachstum beschleunigt, während die Keimung von Lepidium verlangsamt wurde.

2. Experiment: ausgeführt im Juni 1897 mit Phaseolus vulgaris und Lepidium sativum. Manometerstand 170—180 mm (bei mir 570—580 mm).

Von zwölf Bohnen keimten unter vermindertem Druck bloss fünf; die übrigen sieben kamen entweder gar nicht soweit, oder aber gingen sie in den ersten Stadien der Entwicklung zu Grunde. Vielfach wurden die Schwächlinge durch Penicillium crustaceum zerstört. Die Kontrollsamen dagegen keimten sämtlich. Die Keimlinge im luftverdünnten Raum wuchsen nun mit solcher Schnelligkeit, dass sie ihre Brüder weit hinter sich liessen. Schon nach einigen Tagen betrug ihr Mass — nach dem Augenschein zu urteilen — annähernd das Doppelte von dem der Kontrollpflanzen, und dieses Verhältnis blieb, so lange ich sie wachsen lassen konnte d. h. so lange sie im Rezipienten noch Raum hatten. Als ich sie photographiert hatte und eben mit meinen Messungen beginnen wollte, wurden sie mir durch einen Unglücksfall teilweise zerstört, so dass ich aus Mangel an Material hievon Abstand nehmen musste. Cf. hiezu Photographie Tafel I, Fig. 1: b stand im luftverdünnten Raum, a sind die Kontrollpflanzen.

Lepidium sativum ging im luftverdünnten Raum sehr spärlich auf, und die wenigen Exemplare, welche Würzelchen trieben, kamen nicht weiter.

Dieser zweite Versuch zeigt neben der Beschleunigung des Wachstums unter vermindertem Druck besonders noch das sehr deutlich,

dass zwischen Keimung und Wachstum ein wesentlicher Unterschied ist: letzteres wird im luftverdünnten Raum beschleunigt, erstere verlangsamt bezw. ganz aufgehoben.

3. Experiment: ausgeführt mit Phaseolus vulgaris und Lepidium sativum. Barometerstand 180—190 mm (bei mir 550—560 mm).

a) Ich steckte am 20. April Bohnen in drei Töpfen und liess alle drei im Gewächshaus eines Gärtners keimen und anfangen zu wachsen. Nachdem die ersten Laubblätter sich zeigten, brachte ich am 3. Mai einen der Töpfe (c) in den Rezipienten unter verminderten Druck, einen andern (b) stellte ich zur Kontrolle daneben auf ebenfalls unter einen Rezipienten, und den dritten (a) liess ich im Gewächshaus in unmittelbarer Nähe des Glasdaches. So liess ich alle drei Kulturen sich entwickeln bis zum 20. Mai. Die mittlere Temperatur, in welcher die Kontrollpflanzen wuchsen, war 11,4° C, die unter vermindertem Druck 11,1° C und die im Gewächshaus 21,8° C. Am 20. Mai photographierte ich die Pflanzen und nahm dann an je zehn Exemplaren Messungen und Wägungen vor; dazu bemerke ich, dass das spezifische Gewicht aus Volumen und Grüngewicht bestimmt wurde. Es ergaben sich folgende Durchschnitts-Resultate:

Exemplare	Länge des Stengels			Dicke des Stengels	Länge		Breite der Blätter	Volumen	Gewicht		
	Wurzel bis Keimblatt mm	Keimblatt bis 1. Blattpaar mm	insgesamt mm	mm	der Blattstiele mm	der Blätter mm	mm	cm³	grün mg	trocken mg	spezifisch
a) vom Gewächshaus	74,9	53,1	128	3,83	25,5	49,4	49,1	16,25	11300	1300	0,683
b) zur Kontrolle	73,6	25	98,6	3,895	12,8	31,8	31,9	13	10500	950	0,807
c) unter vermind. Druck	103,1	43,2	146,3	4,367	20,35	32,3	32,25	19	15280	977	0,804

Das Verhältnis von b und c in der Länge des Stengels, im Volumen und im Grüngewicht ist annähernd wie 2 : 3, während das Trockengewicht nicht in diesem Verhältnis steht. Hier ist der

Unterschied viel kleiner. Wenn nun diese letztere Thatsache dafür spräche, dass die Pflanzen unter vermindertem Druck eben mehr Wasser in sich aufsaugen und dadurch ihr Volumen vergrössern, so spricht andererseits das gleiche spezifische Gewicht wieder gegen diese Annahme. Das Gewächshaus-Exemplar bildete unter dem Einfluss der höheren Wärme und des direkten Sonnenlichtes mehr Pflanzensubstanz, was das geringere spezifische Gewicht sowohl als auch das höhere Trockengewicht darthun.

Cf. Photographie Tafel I, Fig. 2: a stand im Gewächshaus, b im Versuchslokal unter normalem Druck, c im Versuchslokal unter vermindertem Druck.

Bemerkenswert an der Kultur c ist, dass sie durch den Pilz Penicillium crustaceum am meisten zu leiden hatte, soviel, dass die Weiterexistenz ihrer sämtlichen Sprösslinge ernstlich in Frage kam. Auch vegetierte auf ihren Blättern eine Kolonie Blattläuse und auf dem Boden trieben Dutzende von Poduren ihr Wesen.

Lepidium sativum, frischgesät, brachte ich am 3. Mai ebenfalls unter denselben verminderten Luftdruck. Die Messung am 20. Mai ergab folgende Masse:

unter normalem Druck	4—5 cm.
„ vermindertem „	8—9,5 „

b) Am 1. Juli steckte ich wieder Bohnen, brachte sie aber sofort in den Rezipienten und unter den Druck von 1/4 Atmosphäre. Dasselbe that ich mit Phaseolus multiflorus, Lepidium sativum und Satureja hortensis. Die mittlere Temperatur während der Zeit dieses Experimentes war unter normalen Druck 19,5 ° C, unter vermindertem 18,7 ° C. Auch hier bestätigten sich meine seither gemachten Erfahrungen, dass von den Samen unter vermindertem Luftdruck bloss etwa der dritte Teil zum Wachsen kam, und dass dann diese Pflanzen in der Grösse anfangs hinter den unter normalem Druck stehenden zurückblieben. Lepidium überholte jedoch seine Konkurrenten in fünf, Phaseolus vulgaris in neun und Phaseolus multiflorus in sechzehn Tagen. Phaseolus vulgaris verdoppelte im luftverdünnten Raum vom 10.—12. Juli, also in der Zeit von drei Tagen, seine Länge geradezu. Phaseolus multiflorus wich in beiden Fällen, unter normalem und unter vermindertem Druck, im anfänglichen Wachstum von Phaseolus vulgaris

ab, da sie ihre Kotyledone nicht über den Boden erhob. Am 19. Juli habe ich Phaseolus vulgaris photographiert, gemessen und gewogen, wobei sich folgende Durchschnitts-Resultate ergaben:

Exemplare	Länge des Stengels			Dicke des Stengels	Länge		Breite der Blätter	Volumen	Gewicht		
	Wurzel bis Keimblatt	Keimblatt bis 1. Blattpaar	insgesamt		der Blattstiele	der Blätter			grün	trokken	spezifisch
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	cm³	mg	mg	
a) zur Kontrolle	95	56	151	6,6	25,5	40,5	31,5	13	10750	1255	0,802
b) unter vermind. Druck	132,5	97	229	6	27,5	81,25	81,5	20	15020	1391	0,751

Auch hier zeigt sich wieder trotz ganz anderer Wärmeverhältnisse in der Länge des Stengels, im Volumen und im Grüngewicht das Verhältnis von 2 : 3. Besonders beachtenswert an diesen Versuchspflanzen ist die Grösse der Blätter, ebenso ihr verhältnismässig grösseres Trocken- und ihr geringeres spezifisches Gewicht.

Cf. hiezu Photographie Taf. II, Fig. 3: a stand unter normalem, b unter vermindertem Druck.

Lepidium sativum	mass	unter	normalem	Druck	5—5,5	cm;
„ „	„	„	vermindertem	„	9—10	„
Satureja hortensis	„	„	normalem	„	5—6	„
„ „	„	„	vermindertem	„	11—13	„

Von Satureja waren nur wenige Exemplare gewachsen.

Sämtliche Versuche ergaben dasselbe Resultat wie bei Wieler und bei Jaccard, dass die Pflanzen unter vermindertem Luftdruck stärker wachsen als bei gewöhnlichem Barometerstand, und zwar ist ganz besonders in den Blättern das Wachstum ein gesteigertes.

Ausserdem machte ich noch folgende spezielle Keimungsversuche.

4. Experiment. 16.—27. Oktober, ausgeführt in feuchter Gartenerde:

Samen von:	1 Atmosphären Druck = 741 mm. 13,5° C Wärme.		1/4 Atmosphären Druck = 185 mm. 12,6° C Wärme.	
	Gesteckt wurden:	Davon keimten:	Gesteckt wurden:	Davon keimten:
a) Phaseolus vulgaris	12	11 3 Tage früher als die andern	12	3 sind sehr zurück
b) Vicia Faba	12	12 gleichzeitig mit den andern	12	12 sehr zurück
c) Hordeum vulgare	24	18 1 Tag früher	24	10 sehr zurück
d) Lepidium sativum	60	59	60	26 sehr zurück

Diejenigen Samen, welche im luftverdünnten Raum nicht aufgegangen waren, stellte ich am 27. Oktober in normale Verhältnisse. Es keimten nach: Bohnen 0; Gerste 1, Kresse 5.

5. Experiment. 27. Oktober bis 16. November. Wieder in feuchter Gartenerde:

Samen von:	1 Atmosphären Druck = 741 mm. Wärme: 12,9° C.		1/4 Atmosphären Druck = 185 mm. Wärme: 10,6° C.	
	Gesteckt wurden:	Davon keimten:	Gesteckt wurden:	Davon keimten:
a) Phaseolus vulgaris	12	0	12	2
b) Vicia Faba	12	9	12	12
c) Hordeum vulgare	24	13 Länge 45 mm	24	9 Länge 95 mm schwitzen stark
d) Lepidium sativum	60	58 Länge 20 mm	60	43 Länge 45 mm 3 Tage bälder gekeimt als die andern

Zu diesen beiden Versuchen möchte ich bemerken, dass die Temperatur unter normalem Druck auf 8,9° C, unter vermindertem Druck auf 7,9° C sank, und erst nachdem geheizt worden war, betrug sie unter normalem Druck 16, 17, 18 Grade, unter vermindertem Druck 14, 15 und 16 Grade, so dass sich das angegebene Mittel ergab. Besonders interessierten mich hier die Erscheinungen, dass Bohnen in normalen Druckverhältnissen bei 12,9° C nicht mehr zum Keimen kamen, während sie bei 10,6° C unter 1/4 Atmosphärendruck noch keimten, und dass sich unter vermindertem Druck bei der geringen Temperatur die Keimung der Kresse diesmal rascher vollzog als unter normalem Druck — 3 Tage früher.

Abgesehen von diesem letzten ergaben sämtliche Keimversuche, dass meine Samen im luftverdünnten Raum, übereinstimmend mit den P. Bertschen Resultaten, langsamer und weniger zahlreich keimten als unter normalem Druck.

Eine ebenso auffallende Erscheinung als das beschleunigte Wachstum und die verlangsamte und in der Zahl verminderte Keimung im luftverdünnten Raum ist die von Döbereiner schon beobachtete Bildung von Wassertropfen auf den Blättern. Wenn meine Pflanzen unter vermindertem Druck eine bestimmte Grösse erreicht hatten, bedeckten sie sich mit Wassertropfen, wie wenn Tau auf ihnen läge. Lepidium schwitzte stärker, jedoch kürzere Zeit als Phaseolus vulgaris. Woher kam nun das Wasser? Auf diese Frage ist eine doppelte Antwort möglich:

entweder von aussen aus der zuströmenden Luft durch Kondensation von Wasserdampf
oder von innen aus der Pflanze selbst.

Für die erste Möglichkeit sprechen folgende Punkte:

a) dass am sorgfältig getrockneten Rezipienten, auch wenn keine lebenden Pflanzen unter ihm waren, nach einiger Zeit sich Tröpfchen bildeten und zwar in der Richtung zur Wand;
b) dass die Zahl der Tröpfchen auf denjenigen Blättern grösser war, welche das Glas des Rezipienten berührten;
c) dass die Tropfen überhaupt bloss auf den Blättern sich zeigten, denn es dürfte die Kondensation des Dampfes wohl da vor sich gehen, wo die stärkste Verdunstung am meisten abkühlt, d. h. an den Blättern.

Dagegen können als Gründe für die zweite Möglichkeit gelten:

a) dass die Zahl der Tröpfchen auch da und dann grösser war, wo und wann die Blätter von der Sonne beschienen wurden;

b) dass Stümpfe, welche stehen geblieben, nachdem die Stengel abgeschnitten worden waren, im luftverdünnten Raum sehr stark bluteten, und dass dieses Bluten aufhörte, alsbald nachdem sie unter normalen Druck gesetzt worden waren. Frische Stümpfe unter normalem Druck bluteten nicht;

c) dass das Schwitzen mit einer bestimmten Periodizität auftrat, z. B. bei Lepidium sativum vom fünften Tage an, und ebenso wieder verschwand, ohne dass sich die physikalischen Verhältnisse der Umgebung geändert hätten;

d) dass Lepidium sativum einigemal auch in der Glocke unter gewöhnlichem Druck schwitzte, wenn auch in geringerem Masse;

e) dass am 8., 17., 19. und 20. Juli 1897, also an den Tagen, wo der Stand des inneren Thermometers unter dem Taupunkt war, keine solche Tropfen zu sehen waren;

f) dass die Pflanzen weiter schwitzten, als ich die zuströmende Luft mittelst Durchleiten durch Schwefelsäure trocknete.

Die Gründe für diese zweite Möglichkeit scheinen mir überzeugender zu sein als die für die erste. Sie haben es mir zur Wahrscheinlichkeit gemacht, dass die Wassertropfen von den Blättern selbst ausgeschieden werden.

Andere weniger auffallende Erscheinungen waren, dass die Blätter der unter geringerem Druck gewachsenen Pflanzen straffer gespannt waren als die der anderen. Auch bildeten sie mit der Sprossachse einen sehr spitzen Winkel, während dieser Winkel bei den Pflanzen unter normalem Druck annähernd 1 R war. Auch waren die Blätter von Lepidium im luftverdünnten Raum nicht eingerollt wie die in normaler Luft. Die Spaltöffnungen bei Lepidium am Stengel und an den Blättern, bei Phaseolus am Stengel und an der Ober- und an der Unterseite der Blätter waren in der verdünnten Luft weit geöffnet, anscheinend auch zahlreicher als die unter normalem Druck.

Die Wurzeln und Wurzelhaare waren, nach dem Augenschein zu urteilen, ebenfalls kräftiger entwickelt, proportional den Stengeln und den Blättern.

Dagegen ergaben meine anatomischen Untersuchungen keinerlei nennenswerte Unterschiede. Die Gefässbündel und alle übrigen Gewebe waren gleich. Insbesondere fand ich nicht, dass die Verdickungen der unter geringerem Druck entstandenen Gefässe sich nicht ebenso kräftig entwickelt hätten wie die unter gewöhnlichem Druck. Die feineren anatomischen Gebilde waren unter vermindertem Druck ebenfalls unverändert. So ist Phaseolus vulgaris auf ihren Blättern mit zahlreichen Haaren besetzt. Diese waren in beiden Fällen zweizellig und gemshornartig gebogen. In der Grösse unterschieden sie sich nicht. Die zwei Arten von Haaren auf Satureja hortensis waren im normalen und im luftverdünnten Raum ebenfalls gleich, die einen spitzig und gebogen wie das Horn eines Rhinozeros, die andern keulig. Nicht anders stand es mit den drei Haararten bei Phaseolus multiflorus. Die ersten sind wie die bei Phaseolus vulgaris gemshornartig gebogen, die zweiten sind gerade gestreckt und die dritten keulenartig. Diese letzteren, die Haberlandtschen Hydathoden, besassen je dieselbe Anzahl von Zellen. Auch waren sie gleichgross.

Im Zusammenhang mit den anatomischen Untersuchungen beschäftigten mich auch die Assimilationsprodukte. In beiden Fällen waren die Schliesszellen mit Stärke gefüllt. Auch im Schwammparenchym fand sich Stärke vor. Anscheinend vollzog sich unter vermindertem Luftdruck der Assimilationsprozess vollständig normal.

Meine Experimente und Untersuchungen haben somit folgende, mir wesentlich scheinende Resultate ergeben, dass Pflanzen unter vermindertem Luftdruck, verglichen mit solchen unter normalem Barometerstand:

a) schneller wachsen,
b) langsamer keimen,
c) auf ihren Blättern Wassertropfen ausscheiden.

II.

1. Senebier (l. c.) würde die Ursache dieser Erscheinungen im veränderten Luftdruck als solchem suchen, in „la diminution du poids de l'air et de sa densité.“

Alexander von Humboldt (l. c.) wohl ebenso, indem er die Hautrespiration von dem Luftdruck abhängig macht. Seine darauf bezüglichen Worte lauten: „Der Druck der Atmosphäre hat einen auffallenden Einfluss auf die Gestalt und das Leben der Gewächse.“ „Eine Art Hautrespiration ist die wichtigste Lebensfunktion der Gewächse, und diese Respiration, insofern sie Verdampfung, Aushauchen von Flüssigkeit ist, hängt vom Druck des Luftkreises ab. Daher sind die Alpenpflanzen aromatischer, daher sind sie behaarter, mit zahlreichen Ausdünstungsgefässen bedeckt. Denn nach zoonomischen Erfahrungen entstehen Organe um so häufiger und bilden sich um so vollkommener aus, je leichter die Bedingungen zu ihren Funktionen erfüllt sind. Alpenpflanzen gedeihen darum so schwer in der Ebene, weil die Respiration ihrer äusseren Bedeckungen durch den vermehrten Barometerdruck gestört wird.“

Döbereiner (l. c.) meint, die in verdünnter Luft wachsenden Pflanzen seien poröser als die in dichter Luft. Daher verdichten sie das in der Luft enthaltene dampfförmige Wasser stärker, um es als Tropfen fallen zu lassen.

P. Bert (l. c.) tritt an die Frage nach der Ursache des verminderten Wachstums unter geringerem Druck nicht mit der nötigen Unbefangenheit heran. Das zeigt schon die Fassung seiner Frage: Ist die Ursache der geringere Druck oder der verminderte Sauerstoffgehalt? Er beantwortet dieselbe dann auch zum voraus gleich dahin, dass nach seinen an Tieren gemachten Erfahrungen der Mangel an Sauerstoff wohl die Ursache sein werde. Doch sucht er seine Meinung auch noch experimentell zu beweisen. Für die Keimung stellt er zwei Versuche an, zuerst verringert er bei normalem Druck den Sauerstoffgehalt durch brennenden Phosphor, dann vermindert er bei normalem d. h. einer Atmosphäre entsprechendem Sauerstoffgehalt den Druck. Für das Wachstum benützt er Mimosa pudica und „débris d'œufs de grenouille avec un peu de matière verte de Priestley.“ Dabei vermindert er im ersten

Versuch den Druck und diesem proportional den Sauerstoffgehalt, im zweiten stellt er den Druck auf das gleiche Mass ein wie im vorigen Versuch und lässt dann Sauerstoff zuströmen, so dass dieser dieselbe Spannung hat wie in der atmosphärischen Luft. Sämtliche vier Versuche bestätigten seine zum voraus gefasste Meinung. Er macht sodann besonders darauf aufmerksam, dass durch diese Resultate die Einheit von Tier und Pflanze in evidenter Weise sich manifestiere und in seinem Resumé wiederholt er, dass jeder geringere Druck als der einer Atmosphäre Keimung und Wachstum verlangsamen resp. ganz aufhalten und dass diese Wirkung nicht etwa die Folge des Druckes selbst sondern des schwachen Partiärdruckes des Sauerstoffs sei, woraus eine Art Erstickung — „une sorte d'asphyxie" — entstehe.

A. Wieler hielt auffallenderweise trotz seiner geradezu entgegengesetzten Resultate an der Bertschen Sauerstofftheorie fest. Die Vermutung[1], dass der Reiz, den das Auspumpen bewirkt, die Ursache des beschleunigten Wachstums sein könnte, widerlegte er selbst auf doppelte Weise, indem er die Pflanzen der Evakuation unterwarf und dann rasch in normale Verhältnisse setzte, wo sie die seitherige Wachstumsgeschwindigkeit dann nicht beschleunigten, und indem er feststellte, dass bei Vermeidung des Auspumpens, aber bei Verminderung des Sauerstoffgehalts dennoch eine Beschleunigung des Wachstums stattfand.

Sodann führt Wieler[2] weiter aus, dass der Druck als solcher am Ende doch einen Einfluss ausüben könnte. Er folgert in diesem Sinne weiter, dass bei jedem Wachstum der Widerstand der atmosphärischen Luft überwunden werden müsse. Da dies notwendig Arbeitskräfte der Pflanze beanspruche, so würden diese beim Wachstum in der Verdünnung nicht voll und ganz zur Verwendung kommen, sie könnten also anderweitig zum Wachstum selbst verwertet werden. Doch lässt Wieler diesen Zweifeln nicht lange Raum. Noch auf derselben Seite schreibt er: „Es lehrten aber Versuche, in denen nach entsprechenden Evakuationen durch Zuleitung von Wasserstoff die Pflanzen unter normalen Druck gebracht wurden, die Richtigkeit der Bertschen Untersuchungen, dass das Wachstum absolut unabhängig ist von dem Luftdruck." Näheres

[1] l. c. p. 209.
[2] l. c. p. 209.

über diese Versuche und deren Resultate teilt er nicht mit. Auch schweigt er über die Art und Weise, wie dieser Sauerstoff seinen Einfluss ausüben werde, ob chemisch oder physikalisch. Ja am Schluss seiner Arbeit[1] giebt er noch an, dass das schnellere Wachstum im luftverdünnten Raum vorläufig nicht zu erklären sei.

Paul Jaccard prüfte ebenfalls die P. Bertsche Sauerstofftheorie. Dabei machte er drei Serien von Untersuchungen:

a) Air ordinaire: 1° à la pression normale, 2° avec dépression, 3° avec compression;

b) Oxygène ou air suroxygèné: 1° à la pression normale, 2° avec dépression, 3° avec compression;

c) Mélange d'hydrogène, d'azote et d'oxygène ayant une proportion d'oxygène à celle de l'air atmosphérique: 1° à la pression normale, 2° avec compression.

Er erzielte damit folgende Resultate: Die an Sauerstoff reicher gemachte Luft (air suroxygèné) hindert bei normalem Druck das Wachstum im allgemeinen nicht, steigert es aber auch nicht wesentlich. Dagegen beschleunigt solche Luft bei geringerem Druck dasselbe in ganz ähnlichem Stärkegrad wie gewöhnliche Luft unter geringem Druck.

Ferner erzeugt die sauerstoffarm gemachte Luft, die den Gesamtdruck einer Atmosphäre und den Partiärdruck des Sauerstoffs von einer halben Atmosphäre hat, weder eine Veränderung im Wachstum noch eine solche in der Struktur. Daraus schliesst er[2]: „Bien que la tension de l'oxygène joue un rôle prépondérant dans le phénomène, la pression absolue a aussi une action manifeste.“ Paul Jaccard zeigt somit in Übereinstimmung mit Wieler gegen P. Bert, dass unter vermindertem Druck das Wachstum der Pflanzen nicht verlangsamt sondern beschleunigt wird, zugleich widerlegt er in schonender Weise die P. Bert-Wielersche Sauerstofftheorie, nach welcher dieses veränderte Wachstum allein durch die veränderte Partiärpressung des Sauerstoffs erzeugt werde.

Man sieht, dass in der Frage nach der Ursache des veränderten Wachstums unter vermindertem Druck die Ansichten ebenfalls noch sehr weit auseinander gehen.

---

[1] l. c. p. 225 u. 226.

[2] l. c. p. 833. 3°.

2. Im Vordergrund steht zunächst immer noch die P. Bert-sche Sauerstofftheorie; und trotzdem Paul Jaccard sie in sehr enge Schranken einschloss, scheint sie noch allgemeine Geltung zu haben.

Ich unterzog daher sie in allererster Linie einer Prüfung. Zu diesem Zweck stellte ich zwei Apparate auf, welche beide unter sich gleich und ganz nach dem Prinzip des schon beschriebenen konstruiert sind.

In dem ersten stellte ich 1/4 Atmosphärendruck her, im zweiten ebenso. Zugleich leitete ich in den zweiten so viel Sauerstoff ein, dass dessen Partiärdruck dem in der atmosphärischen Luft gleichkam. Hiezu war notwendig, dass ich diesem zweiten Apparat zwei Kapillarröhren aufsetzte, von welchen durch die eine reiner Sauerstoff aspiriert wurde. Für die Berechnung der Röhren leiteten mich folgende Überlegungen: Die Aufgabe war, in 1/4 Atmosphärendruck den gleichen Partiärdruck des Sauerstoffs zu haben wie in einer ganzen Atmosphäre. Nun sind in der gewöhnlichen Luft 20,93 % Sauerstoff. Es dürfen also in meiner 1/4 Atmosphäre = 25 % nur 25 %—20,93 % = 4,07 % Stickstoff mit Kohlensäure u. s. w. sein. Die 4,07 % führe ich in 5,14 % Luft ein nach folgender Proportion: x : 4,07 = 100 : 79,07. Diese 5,14 Teile werden durch die Röhre A eingeführt, welche ich Luftkapillare nennen will. Unter diesen 5,14 Teilen Luft sind 5,14—4,07 = 1,07 Teile Sauerstoff. Den übrigen Sauerstoff 20,93—1,07 = 19,86 Teile muss ich durch die Röhre B einleiten. Ich heisse sie Sauerstoffkapillare. Vorausgesetzt nun, dass die Radien der Lumina dieser Kapillaren gleich sind, so stehen nach Poisseuille ihre Längen im reziproken Verhältnis zu den zugeführten Gasquantitäten. Den gleichen Radius suchte ich im voraus schon dadurch zu bekommen, dass ich sämtliche Röhren aus einer grossen Kapillare herausschnitt; und damit ich möglichst wenig Sauerstoff brauchte, wählte ich die allerfeinste, welche zu bekommen mir möglich war. Nehme ich nun für die Luftkapillare 200 mm Länge an, so muss die Länge der Sauerstoffkapillare x (: 200 mm = 5,14 : 19,86) = 52 mm betragen. Die Verschiedenheit der Reibungskoëffizienten von Luft und Sauerstoff liess ich zunächst ausser Betracht. Nunmehr berechnete ich den Radius; er betrug 0,068 mm und war in beiden Röhren gleich. Nach dem Poiseuilleschen Gesetz strömen nunmehr

durch die Luftkapillare : 3,604 cm³ pro Minute und
„ „ Sauerstoffkapillare : 13,8622 „ „ „ .

Nachdem die Pflanzen an ihren Platz gestellt waren, evakuierte ich den zweiten Rezipienten und liess dann die Gase einströmen, erst stärker, bis die gewünschte Manometerhöhe erreicht war, dann langsamer. Sie mischten sich nach vorstehender Berechnung in dem gewünschten Verhältnis. Zur Prüfung, ob die feinen Kapillarröhren noch funktionieren bezw. noch richtig funktionieren, stand mir ein einfaches Mittel zu Gebot: Ich verband die zu prüfende Kapillare durch einen Schlauch mit einer Wasser enthaltenden Waschflasche. Steigen in derselben von der durchströmenden Luft Blasen auf, so ist die Röhre noch im Gang, und steht die Zahl dieser Blasen im Verhältnis der Länge der Röhren, so funktionieren dieselben noch richtig. So stiegen z. B. beim Benützen der Sauerstoffröhre in einer Minute 24 Blasen auf, während die Luftkapillare nur sechs hervorbrachte. Als die Flasche einst frisch gefüllt war und daher mehr Wasser enthielt, brachte jene in fünf Minuten 90, diese in der gleichen Zeit 23 Blasen hervor.

Vor dem Hauptversuch war jedoch ein Vorversuch notwendig. Da im Sauerstoff später keine Kohlensäure ist, dieses für die Pflanzen so notwendige Gas durch die Luftkapillare aber sehr spärlich eintritt, so liegt die Möglichkeit vor, dass dadurch das Leben, besonders das Wachstum meiner Kulturen in irgend welcher Weise beeinflusst werden könnte. Aus diesem Grunde leitete ich in dem Vorversuch die Luft, welche durch die Sauerstoffkapillare eingesaugt wird, durch zwei Flaschen mit Calciumhydroxyd, um sie von ihrer Kohlensäure zu befreien. Die Pflanzen bekamen somit CO_2 nur durch die Luftkapillare. Damit die Mengen der zuströmenden Luft sowie die Lufträume in beiden Apparaten gleich sind, setzte ich auf den ersten Rezipienten gleichlange und -weite Röhren wie auf den zweiten; und in den zweiten Rezipienten, da sein Kubikinhalt 16200 cm³ war, er also 1240 cm³ grösser war als der des ersten, stellte ich ein Klötzchen aus Tannenholz: 12,4 cm lang, 10 cm breit und 10 cm tief.

Der Apparat des Vorversuchs hat somit folgende Teile (cf. Abbildung auf pag. 35): R und R′ sind die beiden Rezipienten; A und B, A′ und B′ sind die Kapillaren; A = A′ und B = B′. B′ ist die Sauerstoffkapillare; C und C′ sind die Manometer: D und D′ die

mit den Pumpen E und E′ verbindenden Schläuche; T, T′ und T″ sind die Thermometer; G ist die erste, H die zweite Waschflasche mit $Ca(OH)_2$ und J die Wasserflasche.

6. Experiment. (Vorversuch.) Am 14. Dezember brachte ich je einen Topf mit Bohnen, welche am 13. November gesteckt worden waren, in die beiden Apparate, sowie einen solchen unter eine Glasglocke zur Kontrolle. Am 16. Dezember waren die Bohnen, welchen die CO_2 teilweise entzogen wurde, etwas gelblich. Da ich befürchtete, diese Erscheinung möchte von mitgerissenem Kalk herkommen, schob ich nach den beiden $Ca(OH)_2$-Flaschen noch eine Wasserflasche ein. In der zweiten $Ca(OH)_2$-Flasche waren minimale Spuren von $CaCO_3$.

Am 18. Dezember stellte ich neben jeden dieser Töpfe je einen mit Kresse, welche eben zu wachsen angefangen hatte.

Am 29. Dezember nahm ich sämtliche Pflanzen heraus, photographierte, mass und wog sie.

Die Länge von Lepidium war im Mittel von zehn Exemplaren:

unter normalem Druck, also bei 100% Luft und 20% O . . . . = 38,3 mm

im Rezipienten R mit 1/4 Atm. Druck und der entsprechenden CO_2-Quantität . . . . = 59,2 „

im Rezipienten R′, ebenfalls 1/4 Atm. Druck und die CO_2 zum grössten Teil entzogen . . . . = 57,6 „

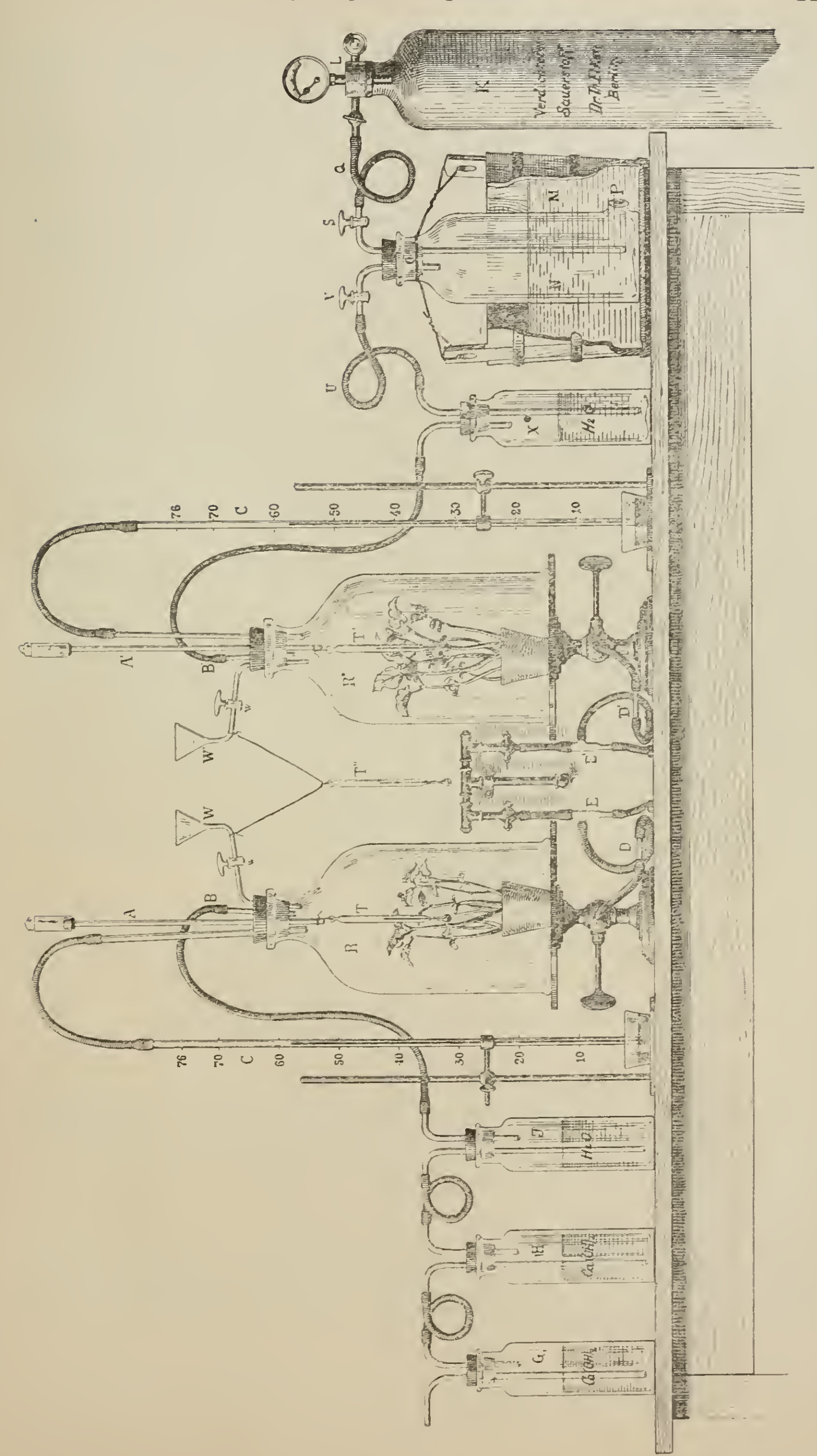
Die Grössenverhältnisse von Phaseolus sind:

Exemplare	Länge des Stengels: Wurzel bis Keimblatt mm	Länge des Stengels: Keimblatt bis 1 Blattpaar mm	Länge des Stengels: insgesamt mm	Dicke des Stengels mm	Länge der Blattstiele mm	Länge der Blätter mm	Breite der Blätter mm	Volumen cm³	Gewicht grün mg	Gewicht trocken mg
a) unter normalem Druck	62	26,66	88,66	7,75	6,33	14,33	14	2,5	4200	450
b) im Rezip. R mit aller CO_2	73,6	40,8	114,4	7	15,3	19,	19,2	4,15	4050	360
c) im Rezip R′: CO_2 grösstenteils entzogen	74	33,4	107,4	8	18	27,9	30,1	4,40	4500	370

Cf. Photographie Tafel II, Fig. 4: a stand unter normalen Verhältnissen, b und c unter vermindertem Druck, c war die CO_2 zum grossen Teil entzogen.

Dieser Versuch lehrt, dass die bedeutende Verminderung der Kohlensäure keinen wesentlichen Einfluss auf die betreffenden Pflanzen hat. Die beiden Kulturen b und c sind nahezu gleich und stehen zur Kultur a wieder annähernd im Verhältnis wie 3 : 2.

Nunmehr ging ich zum Hauptversuch über. Den Sauerstoff bezog ich aus der Sauerstofffabrik von Dr. Elkan in Berlin. Derselbe schrieb, er stelle ihn aus Bariumdioxyd her und garantiere für Reinheit. Die Gasdichtebestimmung ergab in zwei Messungen das Mittel 1,14 anstatt 1,105 nach Kohlrausch. Ich stellte den Cylinder (K) (cfr. Abbildung auf pag. 121), welcher 2000 l Sauerstoff in komprimiertem Zustand enthielt, neben dem zweiten Apparat auf und schraubte ein Druckreduzierventil (L) auf ihn, das ich, um jeden Druck beim Ausströmen des Gases zu verhindern, auf das geringste Mass einstellte. Da ich nicht sicher war, ob der Sauerstoff nicht trotzdem noch ausgepresst werde, schob ich zwichen den Cylinder und den zweiten Rezipienten eine weitere Vorrichtung ein. Es war das ein ziemlich grosser Glaskolben (N), welcher oben und unten an der Seite je einen Tubulus hatte (O und P). Ich verschloss den unteren Tubulus (P) und füllte hierauf den Kolben mit Wasser. Alsdann setzte ich ihn in ein weiteres Gefäss (M), welches ebenfalls Wasser enthielt und öffnete den unteren Tubulus (P), während ich den oberen (O) mit einem doppelt durchbohrten Pfropfen verschloss. Durch diesen münden in den Kolben zwei rechtwinklig gebogene Röhren, jede durch einen Glashahn (S und V) verschliessbar. Diese Röhren verband ich durch Schläuche (Q und U) einerseits mit dem Druckreduzierventil (L), anderseits mit der Sauerstoffkapillare B'. Öffnete ich den Hahn dem Cylinder zu (S), so drang Sauerstoff in den Kolben (N). Dieser trieb das Wasser zum unteren Tubulus (P) hinaus. Öffnete ich den Hahn der Kapillare zu (V), so wurde aus dem Cylinder Sauerstoff in den luftverdünnten Raum des Rezipienten aspiriert und zwar ohne jeden Druck. Die wesentlichste Aufgabe bestand nun darin, das Ein- und Ausströmen des Sauerstoffs in den Kolben und aus dem Kolben (N) so zu regulieren, dass nach keiner Seite hin ein Defizit entsteht. Der schlimmere Fall wäre der-



jenige, wenn mehr Sauerstoff aus dem Kolben in den Rezipienten strömte als aus dem Cylinder in den Kolben, da alsdann nach einer bestimmten Zeit Wasser in den Rezipienten getrieben würde. Im entgegengesetzten Fall triebe eben der Sauerstoff successive alles Wasser aus dem Kolben und würde danach selbst in Blasen entweichen, wodurch, abgesehen von diesem Verlust, für die Kulturen selbst kein Schaden entstünde. Damit der Kolben, wenn er bloss Sauerstoff enthält, nicht steigen kann, wurde er mit Schnüren an dem Gefäss M befestigt. Diese neue Einrichtung sowohl als auch der von der Luft verschiedene Reibungskoëffizient des Sauerstoffs machten jedoch eine Korrektion meiner Sauerstoffkapillare notwendig. Der Reibungskoëffizient für die Luft ist 0,0001783, für Sauerstoff 0,0001955. Die neue Einrichtung brachte einen höheren Druck, den der Wassersäule im äusseren Gefäss M. Der Barometerdruck ist für Stuttgart 741 mm Quecksilber = 10078 mm Wasser. Die Höhe der genannten Wassersäule betrug 198 mm. Somit lastet auf dem Sauerstoff im Kolben ein Druck von 10078 mm + 198 mm = 10276 mm. Soll nun die durch die Sauerstoffkapillare B′ zuströmende Menge Sauerstoff gleich der in Experiment 6 zugeströmten Menge Luft sein, so muss die Sauerstoffkapillare erstens gekürzt werden im umgekehrten Verhältnis der Reibungskoëffizienten, zweitens muss sie verlängert werden im geraden Verhältnis des gesteigerten Drucks: denn je grösser der Reibungskoëffizient, desto kürzer, und je grösser der Druck, desto länger muss die Sauerstoffkapillare sein. Das giebt folgende Proportionen:

$$\begin{aligned}
\text{I.}\quad x : 52 &= 0{,}0\,001\,783 : 0{,}0\,001\,955.\\
&= 1783 : 1955.\\
\text{II.}\quad x : 52 &= 10\,276 : 10\,078.\\
\hline
\text{III.}\quad x : 52 &= (10\,276 \,.\, 1783) : (10\,078 \cdot 1955).\\
\text{IV.}\quad x &= 48{,}3\ \text{mm}.
\end{aligned}$$

Hienach hätte die also modifizierte Sauerstoffkapillare eine Länge von 48,3 mm anstatt 52 mm, die Länge der Luftkapillare ist 200 mm. Die entsprechenden Röhren im andern Apparat messen 52 mm und 200 mm.

Um immer eine Kontrolle dafür zu haben, dass der zweite Apparat noch funktioniert, schob ich zwischen den Glaskolben (N) und die Sauerstoffkapillare (B) eine Wasserflasche (X) ein;

zugleich bekam ich dadurch für beide Rezipienten die gleiche Feuchtigkeit. Und zur Vorsicht für verschiedene Möglichkeiten entzog ich trotz des Resultats in Experiment 6 der durch die Kapillare (B) einströmenden Luft auch in den folgenden Versuchen die CO_2, indem ich die in Versuch 6 gebrauchten, mit der Röhre B′ verbundenen $Ca(OH)_2$ und H_2O enthaltenden Flaschen G, H und I mit der Röhre B im ersten Apparat in Verbindung setzte.

Der vollständige Apparat hat nunmehr folgende Teile. (Cf. hiezu die Abbildung auf pag. 121.)

R und R′ sind die Rezipienten; A, B, A′, B′ die Kapillaren; A und A′ = 200 mm, B = 52 mm und B′ = 48,3 mm; C und C′ sind die Manometer, D und D′ die mit den Pumpen E und E′ verbindenden Schläuche; T, T′ und T″ die Thermometer; G und H die $Ca(OH)_2$ = Flaschen, I die Wasserflasche, K der Eisencylinder mit Sauerstoff, L das Druckreduzierventil, M das Wassergefäss, N der Glaskolben, O sein oberer und P sein unterer Tubulus, Q und U die verbindenden Schläuche, L und V die Glashahnen, H die eingeschaltete Wasserflasche und Y wieder ein Gummischlauch.

7. Experiment. Am 28. Januar 1898 stellte ich in Töpfen unter beide Rezipienten und neben diese unter eine Glasglocke:

a) zum Wachsen: 1. Bohnen, etwa 60 mm lang, seit 14 Tagen gesteckt;
2. Kresse, soeben gekeimt.

b) zum Keimen: 1. 12 Bohnen,
2. 100 Kressekörner,
3. 50 Gerstekörner.

Die Pflanzen a stehen unter dem Luftdruck einer Atmosphäre und haben ca. 20 % O (genau 20,93 %);

die Pflanzen b im ersten Rezipienten R haben 25 % Atmosphärendruck und 5 % O (genau 5,23 %);

die Pflanzen c im zweiten Rezipienten R′ stehen unter 25 % Luft- und ca. 20 % O-Druck (genau 20,93 %).

1. Februar: Die Kresse im zweiten Apparat hat sehr stark, die aussen gut gekeimt, doch nicht wie die vorige; die im ersten Apparat hat schwach gekeimt.

2. Februar: Alle drei sind gewachsen, die Grössenverhältnisse sind annähernd noch gleich wie am 1. Februar.

4. Februar: Ich nahm alles heraus, photographierte und mass Bohnen und Kresse und zählte die Keimlinge.

Die Temperatur hatte während dieser Zeit im Mittel 17 ° C betragen.

Resultate des Wachsens:

Lepidium mass im Mittel von je zehn Exemplaren:

a) bei 100 % Luft und 20 % O = 25 mm;
b) im ersten Rezipienten R : 25 % Luft und 5 % O = 60,5 mm;
c) im zweiten „ R_1 : 25 % „ „ 20 % O = 63 mm.

Phaseolus hatte folgende Masse:

Exemplare	Länge des Stengels: Wurzel bis Keimblatt mm	Länge des Stengels: Keimblatt bis 1. Blattpaar mm	Länge des Stengels: insgesamt mm	Dicke des Stengels mm	Länge der Blattstiele mm	Länge der Blätter mm	Breite der Blätter mm	Volumen cm³	Gewicht grün mg	Gewicht trocken mg
a) unter normalem Druck	66,6	16,7	83,3	5,8	7,5	16,5	15,8	3	2610	1470
b) in Rezip. R	77,2	37,7	114,9	5,6	13,2	22,8	23,9	3,4	3350	1710
c) in Rezip. R'	88,7	56,9	146,6	6,4	22,3	27,7	25,4	4	3580	1660

cf. die beiden Photographieen Tafel III, Fig. 5 und 6.

Resultate des Keimens:

Exemplare	Gekeimt haben v. 12 Bohnen	v. 50 Gerste K.	v. 100 Kresse K.	
a) unter normalem Druck	0	36	85	
b) in Rezipient R	7	27	48	
c) in Rezipient R_1	6	38	84	Gerste und Kresse sind sehr kräftig entwickelt; Gerste hat sehr starke Wurzeln.

8. Experiment. Am 5. Februar 1898 brachte ich drei Abteilungen soeben angekeimter Bohnen und Kresse in dieselben Verhältnisse wie in Versuch 7.

Am 11. Februar nahm ich dieselben heraus und photographierte sie. Auch nahm ich bei Lepidium Messungen an je zehn Exemplaren vor:

Die Resultate sind: bei a ausserhalb : 20,2 mm;
„ b in Rez. R : 41,2 mm;
„ c in Rez. R_1 : 57,8 mm;

Cf. die Photographien Tafel IV, Fig. 7 und 8.

Nach dieser Messung brachte ich sämtliche Pflanzen wieder in ihre seitherigen Verhältnisse.

Am 17. Februar nahm ich sie zum zweitenmal heraus, photographierte, mass und wog sie. Die mittlere Temperatur hatte in acht Messungen 15,5 ° C betragen.

Die Grösse von Lepidium betrug im Mittel von zehn Messungen:
a) unter normalem Druck: 100 % Luft und 20 % O = 33,3 mm;
b) in Rez. R : 25 % „ „ 5 % O = 53 mm;
c) „ „ R_1 : 25 % „ „ 20 % O = 66,3 mm.

Die Messungen an Phaseolus ergaben folgende Resultate:

Exemplare	Länge des Stengels			Dicke	Länge		Brei-		Gewicht	
	Wurzel bis Keimblatt	Keimblatt bis 1. Blattpaar	insgesamt	des Stengels	der Blattstiele	der Blätter	te der Blätter	Volumen	grün	trokken
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	cm³	mg	mg
a) unter normalem Druck	37	—	37	5,5	—	—	—	—	—	—
b) in Rezipient R	85	25,4	110,4	6,5	14	23,9	18,6	3,6	3930	—
c) in Rezipient R_1	84,4	20,7	105,1	5,7	12,4	24,7	19,8	3,4	3210	—

Cf. Photographien Tafel V, Fig. 9 und 10.

Die Pflanzen unter gewöhnlichen normalen Verhältnissen (a) blieben wohl deshalb so sehr weit zurück, weil es während dieser Zeit ziemlich kalt war, namentlich bei Nacht liess die Heizung viel zu wünschen übrig. Auffallend ist auch hier wieder wie in den Keimungsversuchen (4. u. 5. Experiment, p. 109 und 110), dass die Pflanzen unter vermindertem Druck prächtig heranwuchsen, trotzdem bei ihnen die Temperatur um 0,8 ° C niedriger stand als aussen.

Hätten P. Bert und A. Wieler mit ihrer Theorie recht, nach welcher der Partiärdruck des Sauerstoffs allein massgebend ist, dann müssten die Pflanzen a (100 % Luft und 20 % O) und c (25 % Luft und 20 % O) gleich gross sein; und entspräche wieder innerhalb dieser Theorie die Ansicht Wielers, nach welcher der geringere Partiärdruck des Sauerstoffs das Wachstum beschleunigt, der stärkere es hemmt, der Wirklichkeit, dann müssten die Pflanzen b (25 % Luft und 5 % O) wieder grösser sein als die Pflanzen c (25 % Luft und 20 % O). Nun stimmen meine Resultate damit aber nicht überein. In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse so, dass die Pflanzen im Rezipienten R_1, also die in 25 % Luftdruck und 20 % Sauerstoff am schnellsten wuchsen, dann folgen die im Rezipienten R mit 25 % Luftdruck und 5 % O, während die in 100 % Luft und 20 % O das geringste Wachstum zeigen. Doch sind die Differenzen von c und b ganz verschwindend im Vergleich zu denen von c und b einerseits und a andererseits. Aber immerhin ist eine kleine Differenz da. Aus diesen Resultaten können wir schliessen, dass geringerer Luftdruck das Wachstum beschleunigt, geringerer Partiärdruck des Sauerstoffs es hemmt. Diese Hemmung ist jedoch so gering, dass sie das gesteigerte Wachstum nur wenig zu beeinflussen vermag. Zu dessen Erklärung trägt die Sauerstofftheorie nichts bei.

In der Keimung wurde folgende Reihenfolge beobachtet, zuerst kamen die in 25 % Luft und 20 % O, dann die in 100 % Luft und 20 % O, zuletzt diejenigen in 25 % Luftdruck und 5 % O. Die Keimung wird somit vom Luftdruck zwar auch etwas beeinflusst, doch sehr wenig, dagegen in hervorragender Weise vom Partiärdruck des Sauerstoffs. Dieses Resultat steht im Einklang mit den Beobachtungen der verschiedensten Forscher, die alle angeben, dass bei der Keimung die Sauerstoffatmung eine hervorragende Rolle spielt.

Nach meinen Resultaten sind Keimung und Wachstum verschiedene Lebensvorgänge.[1] Ich bin auch überzeugt, dass P. Bert hinsichtlich des Wachstums dadurch zu unrichtigen Schlussfolgerungen gelangte, dass er diese zwei Prozesse nicht streng auseinander hielt; denn es liegt auf der Hand, dass von zwei Kulturen,

---

[1] p. 21.

welche miteinander gesät und nach zehn Tagen gemessen werden, diejenige grösser sein wird, die auf die Keimung drei, und dann auf das Wachstum sieben Tage verwendet als die, welche erst nach sieben Tagen auskeimt und zum Wachsen dann bloss drei Tage Zeit hat.

Damit schliesse ich meine Untersuchungen über die Keimung, nicht die über das Wachstum.

3. Licht und Wärme, welche das Wachstum so hervorragend beeinflussen, können bei meinen Resultaten nicht in Betracht kommen. Die Lichtverhältnisse waren für meine Pflanzen stets dieselben. Beide Kulturen standen jedesmal unter Glasglocken und gleich weit entfernt vom Fenster. Die Wärme war unter vermindertem Druck immer geringer als unter normalem und stand dem Wachstumsoptimum, das für Lepidium 27,4 ° C. für Phaseolus 33,7 ° C ist,[1] ferner: hienach hätte das Wachstum im luftverdünnten Raum langsamer, nicht schneller vor sich gehen müssen.

Immerhin waren die Licht- und Wärmeverhältnisse meines Versuchslokals in Stuttgart für physiologische Untersuchungen etwas abnormer Art; und da man versucht sein könnte, gerade ihnen in Verbindung mit dem veränderten Luftdruck eine Bedeutung für unsere Resultate beizulegen, so machte ich im Sommer 1899 in dem genannten Lokal mit normalen Verhältnissen im botanischen Institut zu Heidelberg noch einige diesbezügliche ganz besonders sorgfältige Versuche. Zu denselben bezog ich von Desaga-Heidelberg zwei Rezipienten von gleicher Dicke und gleicher Farbe des Glases. Ausserdem stellte ich die Kontrollpflanzen ebenfalls auf einen Luftpumpenteller. Derselbe hatte die gleiche dunkle Farbe wie der andere.

9. Experiment. Samstag, den 3. Juni, brachte ich Lepidium, welches am 31. Mai in zwei Töpfe gesät worden war, in die beiden Rezipienten. Den einen evakuierte ich auf 1/4 Atmosphäre und liess wie in den früheren Versuchen fortwährend Luft absaugen und zuströmen. Doch bekam ich, wohl weil ich die Pflanzen zu stark begossen hatte, in beide Rezipienten zu viel Feuchtigkeit; es lief das Wasser geradezu an ihnen herunter; und die Kulturen wurden

---

[1] Frank, Lehrbuch der Botanik. 1892. 1. Band, pag. 387.

die reinsten Wasserkulturen. Die schönsten Pflänzchen fielen um und gingen in Verwesung über, so dass ich, nachdem ich am 6. Juni den Versuch beendete, keine Messungen mehr vornehmen konnte. Es war jedoch auch ohne Messung deutlich wahrnehmbar, dass die unter vermindertem Druck stärker gewachsen waren als die unter normalem; auch waren sie grüner.

10. Experiment. Ich stellte am 6. Juni zwei Töpfe mit Bohnen, welche am 31. Mai gesteckt worden waren, im Gewächshaus des botanischen Gartens ausgekeimt hatten und eine mittlere Länge von 62 mm hatten, in dieselben Verhältnisse wie im 9. Experiment. Um das Überhandnehmen der Feuchtigkeit zu dämmen, begoss ich sie wenig. Ebenso trocknete ich vor dem Versuch die Rezipienten und die Teller sorgfältig ab. Am 8. Juni schloss ich den Versuch ab, photographierte und mass die Pflanzen wie in den früheren Versuchen. Cf. Photographie Tafel VI, Fig. 11. Die mittlere Temperatur hatte während dieses Versuches 17,6 ° C betragen.

	Länge des Stengels			Dicke des Stengels	Länge		Breite des Blattes	Volumen
	der Wurzel bis Keimblatt	Keimblatt bis 1. Blattpaar	insgesamt		des Blattstiels	des Blattes		
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	cm³
a) Kontrollpflanze	74	21	95	4,4	15	24	25	4
b) Luftpumpen-Ex.	88	27	115	4,2	15	38	32	4,5

Die Resultate dieser Experimente beweisen unsere Annahme, dass das Licht so wenig in Frage kommt wie die Wärme, auch nicht bei unsern abnormen Verhältnissen.

4. Ebenso möchte ich, nachdem dieser Gedanke durch Wieler hereingeworfen worden ist, noch ganz besonders betonen, dass der Reiz, welchen das Auspumpen auf die Kulturen ausübt, ebenfalls nicht die Ursache des gesteigerten Wachstums sein kann, da ja meine Pflanzen lange Zeit nachher in ganz konstanten Verhältnissen im luftverdünnten Raum verblieben waren und die Beschleunigung des Wachstums wiederholt erst verschiedene Tage nach der Luftverminderung sich einstellte. Ausserdem wuchsen die, welche

als Samen bei der Evakuation waren, ebenso rasch wie diejenigen, welche als schon ziemlich stark entwickelte Sprosse dem Auspumpen unterworfen worden waren. Cf. hiezu Experiment 3 b mit 3 a!

5. Wie steht es mit der Döbereinerschen Ansicht, nach welcher die Pflanzen in verdünnter Luft poröser seien als die in der dichten? Ein ähnlicher Gedanke schwebte mir von Anfang an vor, nämlich der, dass die Zellen der jungen Gewebe im luftverdünnten Raum sich mehr ausdehnen als die unter normalem Druck, und zwar, wenn ihre Wände dehnbar genug wären, im Masse des Boyle-Mariotteschen Gesetzes: Je schwächer die Zellmembran, desto grösser die Ausdehnung, und je stärker die Membran, desto geringer die Dehnung. In dieser Meinung wurde ich durch die Thatsache bestärkt, dass die Pflanzen mit weicheren Geweben verhältnismässig stärker wuchsen als solche mit zäheren. So wuchs in sämtlichen Versuchen Lepidium verhältnismässig stärker als Phaseolus. Im ersten Experiment ergiebt sich im Wachstum unter vermindertem und unter normalem Druck bei Kresse das Verhältnis von 6,5 : 5 (= 100 : 76), während die Bohnen annähernd gleich sind.

In Experiment 3 a ist dieses Verhältnis	bei Lepidium	wie	100 : 51
	„ Phaseolus	„	100 : 66
„ „ 3 b „ „ „	„ Lepidium	„	100 : 55
	„ Phaseolus	„	100 : 66

Da mich der Gedanke an die Möglichkeit, das vorliegende Problem vielleicht auf diesem Wege zu lösen, gleich zu Anfang meiner Arbeit beschäftigte, so habe ich schon bei den ersten Kulturen Zellenmessungen an Phaseolus vorgenommen. Dieselben ergaben folgende Resultate:

im Exp. 3 a bei 50 Messungen:

Exemplar	Länge der Zellen	Breite der Zellen
a) im Gewächshaus	72,52	18,94
b) zur Kontrolle	72,33	18,66
c) unter verm. Druck	72,93	20,66

im Exp. 3 b bei 60 Messungen:

Exemplar	Länge der Zellen	Breite der Zellen
a) zur Kontrolle	67,06	27,02
b) unter verm. Druck	70,53	26,43

im Experiment 7 bei 60 Messungen:

Exemplar	Länge der Zellen	Breite der Zellen
a) 100 % Luft, 20 % O	60,1	24,6
b) im Rezipienten R 25 % Luft, 5 % O	6 0,6	20,2
c) im Rezipienten R′ 25 % Luft· 20 % O	57	25,6

Die Zahlen drücken keine absoluten Masse aus, sondern Mikrometerteilstriche. Sie zeigen, dass die Zellen im luftverdünnten Raum sich nicht stärker ausgedehnt haben als die unter normalem Luftdruck. Die Differenzen, die nicht entfernt in dem wiederholt angegebenen Verhältnis von 3 : 2 stehen, dürfen wohl auf individuelle Beschaffenheit zurückgeführt werden. Somit sind die einzelnen Zellen nicht grösser. Das beschleunigte Wachstum ist nicht erfolgt durch rein mechanische Dehnung der Zellwände, sondern durch vermehrte Zellteilung.*) Dass die Pflanzen nicht poröser waren, das beweisen ausserdem das gleiche spezifische Gewicht sowie das grössere Grün- und Trockengewicht. (Cf. diese Angaben in den betreffenden Tabellen.)

6. Wie steht es nun mit der „Hautrespiration", in der Alexander von Humboldt die wesentliche Ursache der Veränderungen unter vermindertem Luftdruck erblickt? Dass im luftverdünnten Raum eine stärkere Verdunstung stattfindet, ist eine bekannte Thatsache. Doch bin ich der Ansicht, dass sie in meinen Verhältnissen durch die grosse Feuchtigkeit unter den Rezipienten

*) Dass unter vermindertem Druck eine raschere Zellteilung stattfindet, zeigten mir ganz besonders die Untersuchungen, die ich auf der zoologischen Station in Neapel im Sommer 1898 an künstlich befruchteten Seeigel-Eiern machte. Da dieselben vollständig durchsichtig sind, lassen sich an ihnen die Teilungsvorgänge ganz vortrefflich beobachten; sie zeigten, dass die verschiedenen Entwicklungsformen, das Zweier-, Vierer-, Achter-Stadium, die Morula, Gastrula und endlich der Pluteus selbst, unter geringerem Druck früher erreicht werden als unter normalem.

sehr herabgesetzt wurde. Der reichliche Beschlag der Glocken, die nach Wochen noch feuchte Erde in den Töpfen, desgleichen die ausgebreitete Stellung der Blätter,[1] weisen eher darauf hin, dass die Luftfeuchtigkeit einen dominierenden Einfluss ausgeübt haben könnte. Ich machte daher in erster Linie ihren Einfluss zum Gegenstand meiner Untersuchungen. Obgleich derselbe allgemein bekannt ist, hat unsere Litteratur nicht sehr ausführlich Notiz von ihm genommen. Doch stimmen alle mir bekannten Angaben darin überein, dass höhere Luftfeuchtigkeit das Wachstum beschleunigt.[2]

11. Experiment. 16. Juni. Ich stellte zwei Töpfe mit je sieben Bohnenpflanzen, welche am 11. Juni gesteckt worden waren und eine mittere Länge von 60 mm hatten, unter die beiden in den Experimenten 9 u. 10 benützte Rezipienten. Den einen der Rezipienten evakuierte ich auf $^1/_4$ Atmosphäre, während im andern normaler Druck blieb. Die Lufzirkulation war dieselbe wie in den schon beschriebenen Versuchen. Der zuströmenden Luft entzog ich die Feuchtigkeit dadurch, dass ich sie durch eine $Ca\,Cl_2$-Röhre leitete, bevor sie die Kapillare passierte; und um ein Zuströmen von Wasserdampf von der Wasserleitung her zu verhindern, setzte ich in den verbindenden Schlauch (C : cf. Abbildung auf S. 99) ebenfalls eine solche Röhre ein. Um die Verdunstung unter den Rezipienten selbst auf ein Minimum zu beschränken, feuchtete ich die Erde nur wenig an, ausserdem bedeckte ich sie sorgfältig mit Staniol. Zugleich mit den Pflanzen hatte ich in den Rezipienten, in welchem nachher die Luft verdünnt wurde, eine Schale mit konzentrierter $H_2\,SO_4$ gestellt, um die Feuchtigkeit zu absorbieren. Als Feuchtigkeitsmesser benützte ich von Merck in Darmstadt bezogenes $Co\,Cl_2$-Papier. Dasselbe erfüllte seinen Zweck sehr mangelhaft. Doch war deutlich wahrzunehmen, dass die Luft unter dem betreffenden Rezipienten trocken war. Er zeigte keinen Beschlag,

[1] E. Batist, Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et des feuilles des mousses. Revue général de Botanik. 3. 1891.

[2] Sachs, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. 2. Aufl. 1887. pag. 561. Noll in Strassburgers Lehrbuch der Botanik. 1. Aufl. 1894. pag. 202. Gain, E. Influence de l'humidité sur la végétation in Revue scientifique. L. 1892. pag. 729 ff. Godlewski nach dem botanischen Zentralblatt 55. 1893. pag. 34—40.

während der andere sehr stark mit Wassertropfen bedeckt war. Zudem war in der $CaCl_2$-Röhre, durch welche die Luft von der Pumpe abgesaugt wurde, durchaus nichts von Wasser zu sehen. Die Temperatur während dieses Versuches war im Zimmer 18,3 ° C, im feuchten Rezipienten 17,5 ° C und im trockenen 16,9 ° C. Am 20. Juni nahm ich die Bohnen heraus, photographierte und mass sie. Cf. Photographie Tafel VI, Fig. 12.

Die Durchschnitts-Resultate:

	Länge des Stengels			Dicke des Stengels	Länge		Breite der Blätter	Volumen
	Wurzel bis 1. Keimblatt	1. Internodium	insgesamt		der Blattstiele	der Blätter		
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	cm^3
a) 1 Atmosph.-Druck alle Luftfeuchtigk.	82	18	100	3,5	10	26	22	1,6
b) $^1/_4$ Atmosph.-Druck ohne Luftfeuchtigk.	96	18	114	3,5	8	31	27	1,7

An diesen Massen sieht man, dass trotz der Entziehung der Feuchtigkeit die Pflanzen unter vermindertem Druck stärker gewachsen sind. Doch ist der Unterschied nicht so gross wie sonst. Da die Bohnen zu Anfang des Experiments 60 mm lang waren, so wuchsen die unter normalem Druck mit der gesamten Luftfeuchtigkeit in vier Tagen 40 mm, die andern unter $^1/_4$ Atmosphärendruck und in trockener Luft 54 mm. Nach dem in den andern Versuchen gefundenen Verhältnis von 2 : 3 hätte der Zuwachs der letzteren 60 mm betragen müssen.

12. Experiment. Es unterscheidet sich dadurch vom vorigen, dass in beiden Rezipienten auf $^1/_4$ Atmosphärendruck evakuiert und dann in einem derselben die Feuchtigkeit absorbiert resp. deren Zutritt verhindert wurde. Um in beiden Rezipienten stets den gleichen Druck zu haben, benützte ich nicht zwei Luftpumpen sondern eine. In die Leitung von der Pumpe zu den Rezipienten schaltete ich ein Gabelrohr ein, durch welches die

Leitung gespalten wurde. Um nun sowohl den Wasserdampfausgleich der beiden Rezipienten zu verhindern als auch ein Eindringen von Feuchtigkeit von der Wasserleitung her unmöglich zu machen, setzte ich in den Schlauch, welcher den einen Ast der Gabelröhre mit dem trockenen Rezipienten verband, ebenfalls eine $CaCl_2$-Röhre ein. Als Feuchtigkeitsmesser diente diesmal selbstangefertigtes $CoCl_2$-Papier. Gewöhnliches Filtrierpapier wurde mit 5 %iger Lösung imprägniert, dann in der Sonne und zuletzt über $CaCl_2$ solange getrocknet, bis es blau war. Es funktionierte vorzüglich. Der Versuch dauerte vom 10.—15. Juli. Diesmal benützte ich je zwei Kulturen. Sämtliche Pflanzen hatten beim Beginn des Versuchs eben ausgekeimt.

Gemessen wurden je drei Exemplare.

Cf. Photographieen Tafel VII, Fig. 13. Die Resultate sind folgende:

I. obere Kultur.

	Länge des Stengels			Dicke des Stengels	Länge		Breite der Blätter
	von Wurzel bis Keimblatt	von Keimblatt bis z. l. Blattpaar	insgesamt		der Blattstiele	der Blätter	
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
a) Ohne Luftfeuchtigkeit	94	38	132	4,6	19	41	34
b) Mit Luftfeuchtigkeit	98	40	138	4,5	18	38	33

II. untere Kultur.

a) Ohne Luftfeuchtigkeit	85	24	109	3,8	17	29	24
b) Mit Luftfeuchtigkeit	88	27	115	3,8	16	28	24

Die Kulturen ohne Luftfeuchtigkeit sind in beiden Fällen etwas kleiner. Am Anfang ging das Wachstum gleichmässig, nach einigen Tagen blieb es im trockenen Raum etwas zurück. Die Blätter im feuchten Rezipienten waren hellgrün, die im trockenen

dunkelgrün. Auch dieser Versuch zeigt, dass grössere Luftfeuchtigkeit das Wachstum etwas steigert.

13. Experiment. In den beiden letzten Experimenten zeigte es sich beim Herausnehmen der Pflanzen, dass die Erde in den Töpfen, welche im trockenen Rezipienten gestanden hatten, sehr ausgetrocknet war, weit mehr als in den andern. Da es möglich, sogar wahrscheinlich ist, dass durch die Trockenheit des Bodens das Wachsen ungünstig beeinflusst worden war, so suchte ich diese Änderung auf folgende Weise zu verhindern. Ich liess Bohnen in Sägmehl keimen und in der ersten Zeit wachsen bis zu einer mittleren Länge von 60 mm. Dann nahm ich 12 von ihnen sorgfältig heraus und brachte jede einzeln in eine mit Nährlösung[1] gefüllte Reagenzröhre. Alsdann schloss ich die Röhre mit einem in der Mitte durchbohrten und gespaltenen Kork, sowie mit Staniol welches fest zugebunden wurde. Durch die Mitte des Verschlusses ragte die Pflanze hervor. Je sechs Röhren mit Pflanzen stellte ich in ein weiteres Glasgefäss, und diese beiden Gefässe brachte ich am 29. Juni unter die zwei Rezipienten, in welchen ich nun die ganz gleichen Verhältnisse schuf wie im vorigen Versuch: im einen $^1/_4$ Atmosphärendruck bei Entziehung jeder Luftfeuchtigkeit durch konzentrierte H_2SO_4, im andern ebenfalls $^1/_4$ Atmosphärendruck mit sämtlicher Luftfeuchtigkeit. $CoCl_2$-Papier diente wieder als Feuchtigkeitsmesser. Während dieses Versuches betrug die Temperatur im feuchten Rezipienten 18,4 ^{0} C, im trockenen 18,2 ^{0} Celsius. Am 1. Juli brach ich den Versuch ab, deshalb so früh, weil die Bohnen am Rezipienten oben anstiessen. In beiden Kulturen waren je zwei Pflanzen etwas zurückgeblieben; die im trockenen Rezipienten etwas mehr als die im andern. Bei der photographischen Aufnahme und bei der Messung liess ich diese dann ausser Betracht. Da sie unter normalen Verhältnissen nicht weiter wuchsen, so nahm ich an, dass sie bei der Versetzung vom Sägmehl in die Nährlösung beschädigt worden waren. Cf. Photographie Tafel VIII, Fig. 14.

---

[1] Ich benützte dabei die in Strasburgers Lehrbuch vorgeschlagene. 1. Aufl. pag. 145.

Die Resultate sind:

	Länge des Stengels			Dicke des Sten-gels	Länge		Breite der Blätter	Volu-men
	Wurzel bis Keim-blatt	1. Inter-nodium	insge-samt		der Blatt-stiele	der Blätter		
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	cm³
a) ¼ Atmosph.-Druck mit Luftfeuchtigkeit.	97	31	128	4,5	11	28	25	2,9
b) ¼ Atmosph.-Druck ohne Luftfeuchtigkeit.	99	32,5	131,5	4,6	11,8	28	24	3,01

Nach diesen Resultaten hätte die Luftfeuchtigkeit keinen Einfluss gehabt.

14. Experiment. Um allen und jeden Einfluss der Luftfeuchtigkeit auszuschliessen, benützte ich als Versuchsobjekte Wasserpflanzen, und zwar Elodea canadensis und Ceratophyllum demersum. Die ersten Versuche mit diesen misslangen. Die Pflanzen wuchsen bloss am Anfang des Experiments, dann setzten sie aus. Erst nachdem ich sie in demselben Wasser, in welchem ihr Wachstum längere Zeit von mir beoachtet worden war, unter die Rezipienten stellte, erzielte ich Resultate. Ich wählte zu meinen Versuchen solche Exemplare aus, die während der Zeit meiner Beobachtung ziemlich gleichmässig zugenommen hatten. In dem einen Rezipienten evakuierte ich wieder auf ¼ Atmosphärendruck. Das Wasser hatte während der Dauer des Versuchs bei beiden eine mittlere Temperatur von 17,6 ⁰ C.

Ceratophyllum demersum		Datum	Elodea canadensis	
1 Atmosph.-Druck mm	¼ Atmosph.-Dr. mm		1 Atmosph.-Druck mm	¼ Atmosph.-Dr. mm
125	127	23. Juni eingesetzt	2 junge Sprosse an einem älteren 35 + 14	2 junge Sprosse an einem älteren 25 + 21

Ceratophyllum demersum		Datum	Elodea canadensis	
1 Atmosph.-Druck mm	1/4 Atmosph.-Dr. mm		1 Atmosph.-Druck mm	1/4 Atmosph.-Dr. mm
128	133	26. Juni	38 + 15	28 + 22
Darauf Wechsel, die von 1 Atmosph.-Druck kommen in 1/4 Atmosph.-Druck u. umgekehrt.				
136	135	29. Juni	29 + 23	46 + 20

Diese Versuche zeigen, dass auch Wasserpflanzen unter vermindertem Druck ihr Wachstum beschleunigen, obgleich bei ihnen die Luftfeuchtigkeit gar nicht in Betracht kommen kann. Trotzdem haben die Versuche 11 u. 12 mich zu der Überzeugung geführt, dass ein Teil — wenn auch ein kleiner — des von mir beobachteten gesteigerten Wachstums im luftverdünnten Raum auf ihr Konto gesetzt werden kann.

Haben wir in dem verminderten Partiärdruck des Sauerstoffs einen ganz geringen, und zwar das Wachstum hemmenden Faktor gefunden, so gestehen wir hier der Luftfeuchtigkeit einen kleinen fördernden Einfluss zu.[1] Allein durch sie aber lässt sich die in allen meinen Versuchen beobachtete bedeutende Wachstumsbeschleunigung unter vermindertem Druck nicht erklären. Und da alle die andern Möglichkeiten, denen wir nachspürten, sich als nicht zutreffend erwiesen, so müssen wir weiter suchen.

7. Hugo de Vries hat in seinen Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung (Leipzig 1877) den Satz aufgestellt: „Mit der Grösse der Turgorausdehnung steigt und fällt die Geschwindigkeit des Längenwachstums.“ Auch Wortmann[2] lässt die Geschwindigkeit des Wachstums von der Turgorausdehnung abhängig sein. Nun weisen bei meinen Pflanzen deren ganzes strammes Aussehen, besonders ihre stattlich ausgebreiteten Blätter und die weit geöffneten Spaltöffnungen auf einen stark turgeszenten

[1] Cf. Noll in Strasburgers Lehrbuch, 1. Auflage. p. 202.

[2] Wortmann, Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Bot Zeitung 1889.

Zustand hin. Nach der Sachs-Hugo de Vriesschen Wachstumstheorie steht die Turgorausdehnung wieder im direkten Verhältnis zum osmotischen Druck. Daher muss ich, wenn ich in dieser Richtung die Ursache des gesteigerten Wachstums suchen will, zuerst nach der Ursache des gesteigerten Torgors und dann weiter nach der osmotischen Wasserbewegung unter vermindertem Druck fragen. Da Pfeffer in seinem klassischen Werk[1] diesem Spezialfall keine besondere Aufmerksamkeit widmet, so bin ich genötigt, hier selbst zum Experiment zu greifen. Ich folge dabei dem Verfahren, welches Krabbe in seiner letzten Arbeit anwandte.[2] Da die von ihm gebrauchten Markcylinder von Sambucus nigra, Helianthus annuus und Inula Helenium zur Zeit (Weihnachtsferien 1897/1898) in Stuttgart nicht zu haben waren, nahm ich zunächst solche aus den Blüten- und Blattstielen meiner Zimmerpflanze Zantedeschia æthiopica (Calla æthiopica L. oder Richardia æthiopica Kth.) Der Querschnitt durch einen Blatt- oder Blütenstengel dieser Pflanze zeigt von aussen nach innen eine einschichtige Epidermis mit mässig dicker Cuticula, eine 4—6 zellige Kollenchymschicht, welche regelmässig mit chlorophyllführendem Parenchym durchsetzt ist, dann Parenchym, erst geschlossen, dann nach der Mitte zu mit grossen Intercellularräumen. Das Parenchym ist nach Art des Monokotylentypus in unregelmässiger Anordnung durchsetzt mit einer grossen Menge von Gefässbündeln. Die Gefässe, in der Ein- und Zweizahl vorhanden, liegen der Mitte des Stengels zu. Das Phlœm wird beinahe regelmässig von zwei Harzgängen begleitet. Die verschiedensten Reaktionen ergaben, dass selbst in älteren Stengeln keinerlei holzige Bestandteile vorhanden sind. Somit bilden die Epidermis mit der Cuticula und das Kollenchym die einzigen mechanischen Bestandteile. Cf. die Abbildung auf pag. 138.

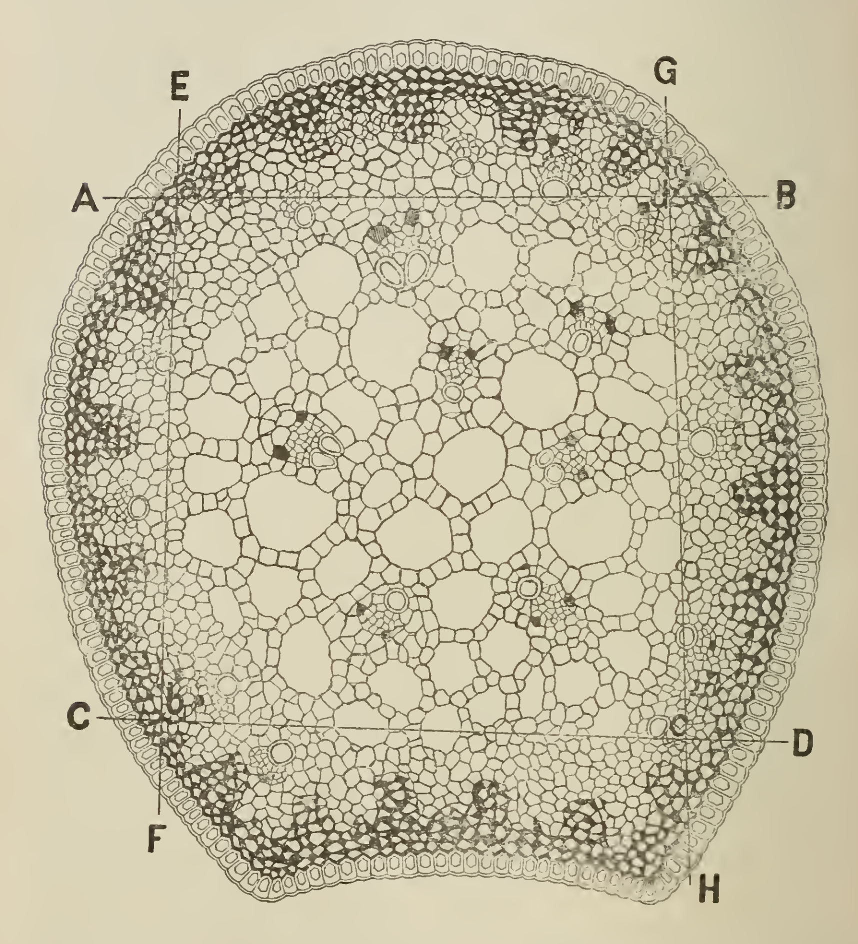
Durch die vier Schnitte A B, C D, E F, G H entferne ich somit die sämtlichen mechanischen Gewebe. Es bleibt nur das vierseitige innere Prisma abcd. Zu vergleichenden Versuchen teilte ich dieses dann in die gewünschte Anzahl gleich grosser Prismen, welche ich trotz ihrer Form mit dem gebräuchlichen Ter-

---

[1] Pfeffer, Osmotische Untersuchungen.

[2] Über den Einfluss der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen, in Pringsheims Jahrbüchern. 1896. Band 29.

minus „Markcylinder“ benenne. Wenn Krabbe von seinen Cylindern berichtet, dass sie sich nach ihrer Freilegung bedeutend gestreckt hätten, so kann ich von den meinen dasselbe sagen. Auch sie befanden sich stark in Zugspannung, wölbten sich daher beim



Freilegen einer Seite in dieser Richtung sofort stark konvex, und nach vollständiger Loslösung waren sie 3—5 mm länger als vorher. Diese Versuche, bei welchen eine Luftzirkulation nicht notwendig war, machte ich der Einfachheit und Billigkeit halber mit einer gewöhnlichen Ventil-Luftpumpe, welche aber vorzüglich funktionierte und ohne wesentliche Änderung dieselbe Verdünnung 12—24 Stunden

beibehielt. Alle die folgenden Versuche wurden unter $^1/_4$ Atmosphärendruck ausgeführt, entsprechend der Verdünnung, in welcher ich meine Pflanzen gezogen hatte. Die Evakuation beanspruchte jedesmal etwa zwei Minuten. Obgleich Pfeffer[1] dem Licht keinerlei Einfluss auf die osmotische Wasserbewegung zuschreibt, stellte ich dennoch die Kontrollcylinder ebenfalls unter eine Glasglocke während der Dauer des jeweiligen Versuchs.

15. Experiment. Ausgeführt am 27. Dezember 1897. Der Cylinder A wird der Länge nach halbiert in a und b. Jeder Teil ist 60 mm lang. Die Zimmertemperatur ist 16° C, die des Wassers ebenso. a bringe ich in ein Glas mit Wasser, welches ich auf den Tisch der Luftpumpe stelle, b bringe ich zur selben Zeit in ein gleichgrosses Glas mit der gleichen Menge Wasser. Letzteres stelle ich unter den Rezipienten und evakuiere auf $^1/_4$ Atmosphärendruck.

Zeit	1 Atm.-Druck mm	$^1/_4$ Atm.-Druck mm
1.50	60	60
2.50	63	64,5
3.50	64,7	65
4.50	65	65

Der Cylinder b hat im verdünnten Raum die Maximallänge rascher erreicht als der Cylinder a unter normalem Druck. Krabbe würde sagen: „Die osmotische Wasserbewegung war im luftverdünnten Raum beschleunigt."

16. Experiment. 28. Dezember 1897. Die beiden Halbcylinder haben eine Länge von 98 mm. Zimmer- und Wassertemperatur beträgt 17,5° C. Im übrigen gilt das Gleiche wie bei Versuch 15.

---

[1] Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, pag. 87.

Zeit	a) 1 Atm.-Druck mm	b) $^1/_4$ Atm.-Druck mm
9.58	98	98
10.08	100	103
10.26	101	104
11.10	102	105
11.57	103	105
12.57	103	105

Auch hier hat eine Beschleunigung der Wasserbewegung stattgefunden. Was a von 9.58 bis 10.57 erreichte, hat b in den ersten zehn Minuten fertig gebracht. Zudem hat a die Länge von b überhaupt nicht erreicht. Es blieb eine Differenz von 2 mm.

17. Experiment. Ausgeführt 10. Juni 1899 mit Sambucus nigra-Cylindern, welche ich auf dieselbe Weise herausschnitt wie die Cylinder von Zantedeschia. Die Zimmertemperatur betrug 19° C, die des Wassers 18° C.

Zeit	1 Atm.-Druck mm	$^1/_4$ Atm.-Druck mm
10.55	90	90
11.10	95	98
11.30	97	101
11.50	98	102
1.10	101	103
2.35	103	104

18. Experiment. 11. Juni. Zimmertemperatur 19° C, die des Wassers 17,5° C. Diesmal benützte ich Markcylinder von Inula Helenium.

Zeit	1 Atm.-Druck mm	$^1/_4$ Atm.-Druck mm
12.15	100	100
12.25	108	111
12.37	112	114
12.50	116	117
1.02	117,5	119
3.40	121	122
3.50	122	123
12. Juni 9.40	126	125

19. Experiment. Ausgeführt 12. Juni mit je zwei Cylindern von Sambucus und Inula Helenium. Die Zimmertemperatur betrug 19 ° C, die des Wassers 14 ° C.

Zeit	Inula Helenium		Sambucus nigra	
	1 Atm.-Druck mm	1/4 Atm.-Druck mm	1 Atm.-Druck mm	1/4 Atm.-Druck mm
9.50	95	95	—	—
9.58	101	105	80	80
10.10	113	113	90	93
10.25	118	118	92	95
10.40	120	120	95	98
10.57	121	121	97	101
11.20	123	123	100	102
12.30	125	125	102	105
13. Juni 1.10	125	125	118	119

Diese fünf Experimente zeigen sämtlich, dass unter vermindertem Druck eine stärkere Streckung der Markcylinder stattfindet, woraus die nächste Frage entsteht, ob dieser Streckung auch ein wirklicher Wasserzufluss entspricht, oder ob bloss eine Dehnung der Gewebe stattfand. Ohne in Wasser eingetaucht worden zu sein, streckte sich unter vermindertem Druck ein 100 mm langer Markcylinder auf 101 mm. Für alle folgenden Versuche benützte ich wieder Zantedeschia. Da die Wägungen der starken Verdunstung halber Eile heischten, musste ich vom Gebrauch der feinen physikalischen Wage absehen; doch war die benützte so empfindlich, dass sie auf 1 mg noch deutlich reagierte.

20. Experiment. Ausgeführt 30. Dezember 1897. Zimmer- und Wassertemperatur 17 ° C. Die beiden Halbcylinder messen 99 mm.

Zeit	a 1 Atm.-Druck mm	b 1/4 Atm.-Druck mm	Gewicht
11.00	99	99	bei beiden gleich.
11.10	101	105	b ist 0,305 g schwerer als a
11.30	104	106	b „ 0,295 „ „ „ „
11.53	106	107	b „ 0,220 „ „ „ „
12.40	107	108	b „ 0,205 „ „ „ „
1.45	108	109	b „ 0,125 „ „ „ „
3.00	108	109	b „ 0,115 „ „ „ „

Da einer dieser Cylinder zerbrach, machte ich den nächsten Versuch.

21. Experiment. Dazu benützte ich je drei Halbcylinder, indem ich A in a und a', B in b und b', C in c und c' halbierte. Zimmer- und Wassertemperatur war 17 ° C.

Zeit	1 Atm.-Druck			1/4 Atm.-Druck			Gewicht von a' + b' + c'
	a mm	b mm	c mm	a' mm	b' mm	c' mm	
10.28	100	60	50	100	60	50	ist gleich wie a + b + c
10.31	103	63	52	105	64,5	54	„ 1,372 g grösser wie a + b + c
11.00	105	65	53,5	107	66	55	„ 1,220 g „ „ „
11.40	106	66	54	108	67	56	„ 1,097 g „ „ „
1.30	107	67	55	109	68	56,5	„ 1,067 g „ „ „
5.20	107,5	67	55,5	110	69	57	„ 0,868 g „ „ „
8.10	108	68	56	110	69	57	„ 0,817 g „ „ „
11.00	103	68	56	110	69	57	„ 0,757 g „ „ „

Zunächst bestätigen diese Versuche die Beobachtung, dass im luftverdünnten Raum die Maximallänge rascher erreicht wird als unter normalem Druck, sodann zeigen sie uns, dass nicht bloss eine Streckung der Cylinder stattfindet, sondern ein wirklicher Wasserzufluss. Auffallend ist das Zurückgehen in der Gewichtsdifferenz. Woher rührt nun das? Denkbar sind verschiedene Möglichkeiten: entweder gehen a' b' c' im Gewicht zurück, während a b c gleich schwer bleiben, oder a b c werden schwerer und a' b' c' bleiben unverändert, oder aber suchen beide sich in der Mitte zu treffen. Absolute Wägungen sämtlicher Cylinder können diese Erage allein entscheiden.

22. Experiment. 3. Januar. Zimmertemperatur 17 ° C, die des Wassers 9 ° C. Der Cylinder A wird in a und a', der Cylinder B in b und b' gleichwertig gespalten.

Zeit	1 Atmosphäre-Druck				¹/₄ Atmosphären-Druck			
	a		b		a'		b'	
	Länge mm	Gewicht g	Länge mm	Gewicht g	Länge mm	Gewicht g	Länge mm	Gewicht g
10.18	100	0,725	76	0,550	100	0,725	76	0,550
10.25	104	1,618	79	1,110	106	2,440	81,5	1,645
10.50	106	1,618	80	1,110	108	2,440	84	1,635
12.30	107	1,690	81	1,165	109,5	2,420	85	1,630
2.15	108	1,740	81,5	1,180	110	2,415	85	1,625
5.10	109	1,780	81,5	1,250	110	2.410	86	1,625
10.04	109	1,880	82	1,290	110	2,405	86	1,620

Die Antwort auf die vorhin gestellte Frage nach der Ursache der Verminderung in der Gewichtsdifferenz geht nach diesem Versuch dahin, dass die Cylinder unter normalem Druck an Gewicht stetig zunehmen, während die unter geringerem Druck nach der ersten Messung ein wenig abnehmen. Auf diese letztere Erscheinung möchte ich besonders aufmerksam machen. Ich werde bei der Erklärung der Wasserausscheidung aus den Blättern auf sie zurückkommen.

Sodann zeigt dieser Versuch weiter noch zweierlei, einmal, dass unter normalem Druck der Wasserzufluss und die Streckung langsam mit einander ansteigen, bis sie ihre Maxima erreichen; zum andern, dass unter vermindertem Druck das Maximum des Gewichts plötzlich erreicht wird, während die Streckung längere Zeit dazu braucht. Immerhin ist das aber früher der Fall als unter Normaldruck.

In Krabbes Versuchen wird die Streckung als ein Massstab des osmotischen Wasserzuflusses benützt. Es liegt nun kein Grund vor, nicht dasselbe zu thun bei unsern Cylindern unter normalem Druck. Anders ist es dagegen in geringerer Luftpressung. In dieser Wasseraufnahme zeigt sich eine neue Erscheinung. Was hat es nun mit ihr für eine Bewandtnis? Zunächst fragen wir: Wo steckt das Wasser? Ist es im Zellinnern oder in der Membran?

23. Experiment. Ausgeführt 7. Januar 1898. Dabei benützte ich zwei hänfene Schnüre, a und b, gleich lang und gleich schwer.

Zeit	a) im Wasser bei 1 Atm. Druck g	b) im Wasser bei 1/4 Atm. Druck g
11.30	0,180	0,180
11.45	0,650	0,650
12.00	0,650	0,650
1.15	0,650	0,650

Die Fasern nahmen beidemal gleichviel Wasser auf.

24. Experiment. Ausgeführt 8. Januar. Zwei Cylinder, Hälften eines grösseren Cylinders, je 100 mm lang und 0,600 g schwer, werden tüchtig ausgepresst und dann in der Wärme getrocknet, worauf sie noch 0,050 g wogen. Hierauf wurden sie in Wasser gelegt, das eine Temperatur von 16 ⁰ C hatte. a blieb unter normalem Druck, b kam unter 1/4 Atmosphärendruck.

Zeit	a) 1 Atm. g	b) 1/4 Atm. g
9.34	0,050	0,050
9.45	0,220	0,220
10.25	0,240	0,240
10.50	0,250	0,250
11.50	0,280	0,280
1.20	0,300	0,290

Auch diese zwei Cylinder nahmen vollständig gleichmässig Wasser auf.

Diese beiden Versuche 23 und 24 zeigen, dass jene plötzliche Wasseraufnahme nicht in die Membran erfolgte, sonst hätten die Schnüre und die getrockneten und gepressten Cylinder unter geringerem Druck mehr Wasser aufnehmen müssen als die unter normalem. Sie geschah somit in das Zellinnere.

Weiter suchte ich meine Resultate mit denen von Krabbe, oder was dasselbe ist, die durch Wärme gesteigerte Wasseraufnahme mit der durch verminderten Luftdruck vermehrten zu vergleichen.

25. Experiment. Ausgeführt am 7. Januar 1898. Die benützten drei Cylinder sind gleiche Teile eines grösseren ganzen. Die Temperatur des Wassers, in welches a gebracht wird, beträgt 6° C, diejenige bei b unter vermindertem Druck ist ebenfalls 6° C, während die bei c 30° C ist.

	a) Druck: 1 Atm. Temp.: 6° C		b) Druck: $^1/_4$ Atm. Temp.: 6° C		c) Druck: 1 Atm. Temp.: 30° C	
	Länge mm	Gewicht g	Länge mm	Gewicht g	Länge mm	Gewicht g
9.12	100	0,500	100	0,500	100	0,500
9.22	104	0,980	109	1,430	106	1,000
9.50	106	1,000	111	1,420	108	1,030
10.55	108	1,020	112	1,390	109	1,060
12.30	108,5	1,050	113	1,370	109,5	1,110
6.05	109	1,080	114	1,370	110	1,120
10.50	110	1,150	114	1,370	111	1,250
8. Jan. 8.50	110	1,150	114	1,370	111	1,250

Nach diesem Versuch steigern Wärme und geringerer Druck die Wasseraufnahme und die Streckung, letzterer mehr als erstere. Pfeffer denkt sich, dass die durch Wärme erfolgte Steigerung des osmotischen Wasserzuflusses durch Erweiterung der intertagmatischen Räume geschehe. Doch, sagt er, es ändern sich in derselben Weise die Tagmen. Ein einfaches Verhältnis zwischen Temperatur und Wasserbewegung ist nach seiner eigenen Angabe aus seinen Tabellen nicht herauszufinden.[1] Krabbe[2] denkt in gleichem Sinn an eine Erweiterung der Poren, wodurch sich dann der Wasserzufluss im Verhältnis des Poiseuilleschen Gesetzes ändern müsste, d. h. unter sonst gleichen Umständen der vierten Potenz des Porendurchmessers proportional.

Ich stand vor derselben Frage wie Krabbe:

Auf welche Weise erfolgt der gesteigerte Wasserzufluss?

Ich habe dieselben Möglichkeiten erwogen, und da ich nicht dem Krabbeschen Vorgang folgen und dem Plasmaschlauch die be-

[1] Pfeffer l. c. Tabelle 12, 13, 14.

[2] l. c.

sondere Fähigkeit zuschreiben wollte, bei Luftdruckschwankungen die Weite seiner Interstitien ganz selbständig erheblich ändern zu können, so habe ich noch mancherlei Experimente und Berechnungen angestellt. Insbesondere suchte ich nach einem bestimmten Verhältnis der unter vermindertem Druck aufgenommenen Wassermenge zu der durch gesteigerte Wärme zugeflossenen. Auf diese Untersuchungen näher einzugehen, würde hier zu weit führen. Ich werde an einer andern Stelle auf sie zurückkommen. Für hier genügt die Feststellung der Thatsachen, dass die Markcylinder verschiedener Pflanzen unter vermindertem Luftdruck mehr Wasser aufnehmen und sich rascher strecken, als die unter normalem Druck und dass diese Cylinder von dem plötzlich aufgesaugten Wasser wieder etwas abgeben.

8. Ich denke mir nun, dass die Zellen der Wurzelhaare und Wurzeln meiner Pflanzen im luftverdünnten Raum nach demselben physikalischen oder physiologischen Gesetz mehr Wasser resp. Nährlösung in sich aufsaugen als die unter gewöhnlichem Druck, auch dass sie wie die Markcylinder mehr aufsaugen als sie überhaupt brauchen und dass sie dieses „Mehr“ dann durch die Blätter in Tropfenform wieder abgeben. (Cfr. pag. 143.)

Durch diese beschleunigte Wasseraufnahme wird der Turgor gesteigert. Dadurch erreichen die Zellen ihre definitive Grösse rascher und schreiten infolgedessen früher zur Teilung. Auf diese Weise erfolgt dann die Steigerung des Wachstums.

9. Nun ist mir wohlbekannt, dass diese Wachstumstheorie nicht lauter Freunde unter den Botanikern hat, und dass sie von verschiedenen Seiten angefochten wird. So zeigen Schwendener und Krabbe[1] an einer grossen Anzahl von Beispielen, dass eine gesetzmässige Beziehung zwischen Zuwachsgrösse und dem Masse der Turgordehnung nicht besteht. Nach ihnen hat der Turgor bloss insoweit Bedeutung für das Wachstum, als ohne ihn die Pflanzen in der streckungsfähigen Region nicht die nötige Festigkeit besitzen würden. Vielmehr ist nach ihnen das Wachstum abhängig von der Bildung und Beförderung des Wachstumsmaterials

[1] Schwendener und Krabbe, Über die Beziehungen zwischen dem Mass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Pringsheimer Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. 25. Band. 1893.

sowie von seiner chemischen Umwandlung und Einfügung in die Zellwand. Zum Beweis nun dafür, dass gerade unter vermindertem Druck die Bewegungen und chemischen Prozesse in den Pflanzen gesteigert werden, füge ich noch folgende zwei Versuche an:

26. Experiment: 20. Juni 1899. Vormittags 10 Uhr löste ich zehn in Sägmehl gezogene, im Mittel etwa 150 mm grosse Bohnen sorgfältig aus ihrem Boden los und wusch sie. Dann legte ich sie zwei Stunden in die Sonne, wo sie stark welkten. 12.10 stellte ich je fünf gleichtief in zwei Gefässe mit Wasser von einer Temperatur von 16° C. Diese Gefässe brachte ich dann in die bekannten Verhältnisse unter Druck einer Atmosphäre und einer 1/4 Atmosphäre. 2.50 waren von den letzten vier frisch, von den ersteren bloss zwei; 3.30 von jenen alle, von diesen drei. Erst nach 4.30 waren auch die unter normalem Druck alle wieder vollständig frisch.

Ähnliche Resultate erzielte ich mit jungen Holunderzweigen.

27. Experiment. Am 29. Juni 1899 brachte ich in einer lichtdicht verschlossenen Blechkapsel aufgewachsene, vollständig etiolierte Bohnen von 145 mm mittlerer Grösse in ihren Töpfen ebenfalls in die zwei bekannten Druckverhältnisse. Dabei betone ich besonders, dass das Licht bei beiden Kulturen gleich war. Sie standen unter den in Experiment 9 genannten Rezipienten auf den dunklen Tellern, gleichweit vom Fenster entfernt. Diejenigen unter vermindertem Druck ergrünten nun rasch, während die andern nur langsam ihre Farbe änderten. Auch zeigten sie im Vergleich zu den Kontrollpflanzen ein ganz besonders starkes Wachstum in den Blättern, dagegen war dieses in den Stengeln anscheinend nicht ganz so stark wie sonst.

Der chemische Prozess der Chlorophyllbildung, die Umwandlung der Leukoplasten in Chloroplasten, vollzog sich somit rascher, und wenn die Bildungsstätten der organischen Substanz, die Blätter, sich so enorm stärker entfalteten, so ist wohl auch anzunehmen, dass sie mehr Bildungsmaterial lieferten. Die Pflanzen unter normalem Druck hatten sich denn auch am Schluss des Versuchs, am 6. Juli, von ihrem Etiolement noch nicht vollständig erholt, während die andern frisch und grün waren, als ob sie von Anfang an im Lichte gestanden wären.

Ich gestehe jedoch, dass ich diesen zwei letzten Versuchen nur sekundäre Bedeutung zuerkenne, denn es dünkt mir selbstverständlich zu sein, dass wenn in einem zusammengesetzten Vorgang eines Organismus, wie das Wachstum einer ist, ein Partialprozess günstig beeinflusst wird, diese Vorteile auch den andern Partialvorgängen, sowie dem ganzen, zu gute kommen. Ich wiederhole daher zum Schluss, dass ich der Ansicht bin, dass das gesteigerte Wachstum unter vermindertem Luftdruck erfolgte im Sinne von Sachs, Hugo de Vries und Wortmann.

III.

Zusammenfassung.

1. Unter vermindertem Luftdruck wird der Prozess des Wachstums beschleunigt, derjenige der Keimung verlangsamt.
2. Der verminderte Partiärdruck des Sauerstoffs ist wohl Ursache der verminderten Keimung, nicht aber des vermehrten Wachstums. Im Gegenteil hemmt er das letztere in minimaler Weise.
3. Die unter dem Rezipienten vorhandene grössere Luftfeuchtigkeit steigert zwar dieses Wachstum ein wenig, jedoch fällt der Hauptanteil dem verminderten Luftdruck als solchem zu.
4. Dieser beschleunigt die osmotische Wasserbewegung; dadurch wird der Turgor erhöht und das Wachstum gesteigert.
5. Der Wasserzufluss ist so stark, dass die Pflanze mehr Wasser bekommt, als sie in ihrem Haushalt braucht. Dieses scheidet sie im feuchten Raum des Rezipienten auf ihren Blättern in Form von Tropfen wieder aus.



a) 1 Atm. Druck. b) 175 mm Barometerstand.

Fig. 2.



a) 1 Atm. Druck. Stand im Gewächshaus. b) 1 Atm. Druck. Stand im Versuchslokal c) $^1/_4$ Atm. Druck (185 mm). Stand im Versuchslokal.





a) 1 Atm. Druck. b) 1/4 Atm. Druck.

Fig. 4.



c) 1/4 Atm. Druck. CO_2 grösstenteils entzogen. b) 1/4 Atm. Druck. Mit aller CO_2. a) 1 Atm. Druck.



Fig. 5.



a) Lep. sat.	b) Lep. sat.	c) Lep. sat.
100 % Luft	25 % Luft	25 % Luft
20 % O.	5 % O.	20 % O.

Fig. 6.

a) Phas. vulg.	b) Phas. vulg.	c) Phas. vulg.
100 % Luft	25 % Luft	25 % Luft
20 % O.	5 % O.	20 % O.





a) 100 % Luft 20 % O. b) 25 % Luft 5 % O. c) 25 % Luft 20 % O.

Fig. 8.



a) 100 % Luft 20 % O. b) 25 % Luft 5 % O. c) 25 % Luft 20 % O.

Fig. 9.



a) 100 % Luft 20 % O. b) 25 % Luft 5 % O. c) 25 % Luft 20 % O.

Fig. 10.

a) 100 % Luft 20 % O. b) 25 % Luft 5 % O. c) 25 % Luft 20 % O.



Fig. 11.



a) 1 Atm. Druck. b) $^1/_4$ Atm. Druck.

Lichtverhältnisse bei beiden vollständig gleich.

Fig. 12.

a) 1 Atm. Druck. b) $^1/_4$ Atm. Druck.

Alle Luftfeuchtigkeit. Ohne Luftfeuchtigkeit.





a) $^1/_4$ Atm. Druck.
Mit Luftfeuchtigkeit.

b) $^1/_4$ Atm. Druck.
Ohne Luftfeuchtigkeit.





a) $^1/_4$ Atm. Druck.
Mit Luftfeuchtigkeit.

b) $^1/_4$ Atm. Druck.
Ohne Luftfeuchtigkeit.

A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann) in Stuttgart.

Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik.

Herausgegeben von

Prof. Dr. M. Fünfstück.

II. Band.

Mit 5 Tafeln, einer Doppeltafel und 58 Abbildungen im Text.

I. Abteilung.

II. Abteilung.

Preis des II. Bandes **complet**, geheftet **M. 25.—.**

III. Band.

Mit 35 Tafeln und 23 Abbildungen im Text.

I. Abteilung.

II. Abteilung.

Preis des III. Bandes **complet**, geheftet **M. 35.—.**

Beiträge

zur

Wissenschaftlichen Botanik.

HERAUSGEGEBEN

von

Prof. Dr. **M. Fünfstück.**

BAND IV.

ABTEILUNG 2.

STUTTGART.

A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann).

1901.

INHALT.

Seite

◆

Mitteilung an die Autoren. Das Honorar beträgt M. 20.— pro Druckbogen. Die Zahlung der Honorare erfolgt 4 Wochen nach Erscheinen. Für Dissertationen, Abhandlungen, denen mehr als 2 Tafeln oder entsprechend viele Textbilder beizugeben sind und für Publikationen, von denen mehr als 120 Separatabdrücke an den Autor geliefert werden, wird kein Honorar gewährt. Bei Dissertationen hat der Autor die Kosten für Herstellung der Illustrationen auf Tafeln und im Text zu tragen.

Dem Autor werden 20 Sonderabdrücke gratis zur Verfügung gestellt. Weiteren Bedarf, sofern solcher bei der ersten Korrektur bestellt wird, iefert die Verlagshandlung zum Selbstkostenpreis mit 10 Prozent Aufschlag für Besorgungsspesen. Preisofferte steht, sobald Schriftsatz und Lithographie der Tafeln fertig sind, auf Wunsch vor der Bestellung zu Diensten.

Manuskripte und Korrekturensendungen sind an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. M. Fünfstück in Stuttgart, Kernerstr. 29, geschäftliche Mitteilungen etc. an die unterzeichnete Verlagshandlung zu richten.

A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann),
Stuttgart, Alleenstrasse 32.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Über die Periodizität des Wurzelwachstums bei Acer Pseudoplatanus.

von

J. Hämmerle.

Über Entwicklung und Verhalten der Wurzel beim physiologischen Experiment sind wir ziemlich gut unterrichtet. Ihr Verhalten unter natürlichen Bedingungen im Boden entzieht sich aber noch in vielen Beziehungen unserer genauen Kenntnis. Besonders herrscht auch über eine der wichtigsten der hierhergehörigen Fragen, die nach der Zeit und der Periode des Wurzelwachstums noch sehr viel Unsicherheit. Ziemlich klar liegen die Verhältnisse freilich bei den annuellen Pflanzen sowie bei einem grossen Teil unserer Kulturgewächse in Feld und Garten. Anders ist es aber in Bezug auf die grosse Mehrzahl der perennen Stauden und der Holzgewächse.

Auf die ältere Litteratur wollen wir hier nicht näher eingehen. Sie ist bei Resa, [1] auf den wir weiter unten zu sprechen kommen werden, eingehend erörtert worden.

Von den Stauden sind es die Zwiebelgewächse, die zunächst schon aus der gärtnerischen Praxis in dieser Beziehung am besten bekannt sind. Irmisch [2]) giebt für eine Reihe von Zwiebelgewächsen an, dass sie im Herbst Wurzel bilden. In den letzten Jahren namentlich sind nun eine grössere Anzahl dieser Formen eingehend von A. Rimbach studiert worden. Einer Zusammenstellung seiner Untersuchungen [3]) entnehme ich folgendes.

[1] Resa, Fr., Über die Periode der Wurzelbildung. Bonn 1877. (Diss.).

[2] Irmisch, Zur Morphologie der monocotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. 1850.

[3] Rimbach, A., Ber. d. D. Bot. Ges. 1899, p. 18.

*

Rimbach unterscheidet Arten mit einmaliger und solche mit zweimaliger jährlicher Wurzelbildung. Die Vertreter der ersten Klasse — zu ihnen gehören z. B. Arum maculatum und Tulipa silvestris — treiben ihre Wurzeln im Herbst, die der zweiten Klasse — hierhin gehören z. B. Colchicum autumnale, Allium ursinum, Fritillaria meleagris — treiben sowohl im Herbst wie im Frühling neue Wurzeln. Vielfach finden sich nun bei diesen Pflanzen zwei Arten von Wurzeln, Nähr- und Zugwurzeln. Arum maculatum lässt beide Arten im Herbst hervorbrechen, Allium ursinum dagegen, Colchicum autumnale und andere Arten bilden im Herbst die Nähr-, im Frühling die Zugwurzeln.

Sehr gut bekannt ist auch das Verhalten von Adoxa moschatellina durch die neuen Untersuchungen von A. Meyer. [1] Hier wird nur eine einzige Wurzel und zwar im August entwickelt, die sich dann später reichlich verzweigt.

Über den grösseren Teil der Stauden unserer Gärten und des freien Landes liegen aber sorgfältige Untersuchungen bisher nicht vor.

Hinsichtlich der Holzgewächse stimmen die vorliegenden Angaben wenig gut mit einander überein. Die ältere Litteratur ist bei Resa zusammengestellt, worauf hier verwiesen werden kann.

Die ersten eingehenderen Beobachtungen machte H. v. Mohl. [2] Er bemerkte bei der Untersuchung des Wurzelholzes der Esche und einiger anderer Laubbäume, dass der Holzring des letzten Jahres im Dezember und Januar noch nicht vollständig ausgebildet war.

Er fand, dass die Entwicklung des Holzringes im Mai oder Juni beginne und in den Monaten Februar bis April des nächsten Jahres ihr Ende erreiche. [3] Bei den Nadelhölzern soll die Ausbildung des Jahresringes in ihrer Wurzel in den Sommer fallen, den ganzen Winter über ein Stillstand im Wachstum ihres Holzes stattfinden. [4]

---

[1] Meyer, A., Untersuchungen über die Stärkekörner. 1895, p. 249,

[2] v. Mohl, H., Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln. Dritter Artikel: Über die Wurzeln. Bot. Zeit. 1862, p. 312.

[3] p. 318, (l. c.).

[4] ebend., p. 313.

Diesen Angaben trat Th. Hartig [1] entgegen, der bei seinen Mitte Januar an einer Reihe von Laubhölzern angestellten Untersuchungen überall den Holzring vollendet gefunden hatte. Nach ihm ist die Fortdauer des Holzzuwachses an den Wurzeln während der Winterszeit kein normaler Vorgang, sondern in den von Mohl und ihm selbst beobachteten Fällen auf aussergewöhnliche Standortsverhältnisse oder krankhafte Zustände der Bäume zurückzuführen.

Dieser Ansicht schloss sich Russow [2] an, der aber fand, dass die Lebensthätigkeit, wenn auch herabgesetzt, in den Wurzeln im Winter andauert, so dass sie unter besonders günstigen Verhältnissen sich auch wohl bis zur Zellbildung im Cambium steigern könnte. Nach Gulbes [3] Untersuchungen jedoch erlischt die Cambiumthätigkeit der dünnen Wurzeln in der zweiten Hälfte des Oktobers, nur bei Quercus pedunculata erst Mitte November. Er erklärt letzteres dadurch, dass die Wurzeln dieser Bäume bis über 4 Fuss tief gehen, während die der übrigen untersuchten Bäume (10—15 Jahre alt) sich in einer Tiefe von 1—3 Fuss verbreiten.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über die Organisation von Acer Pseudoplatanus konnte ich selber feststellen, [4] dass dort Ende Oktober und bei Quercus Robur Ende November die Cambiumthätigkeit noch nicht erloschen war.

Die Zeit und die Periodizität des Wurzelwachstums ist eingehender untersucht worden von Fr. Resa. Er fasste seine Hauptresultate in folgende Sätze zusammen:

„Es besteht bei dem Wachstum der Wurzeln eine von dem Wetter immerhin beeinflusste, bestimmte und specifische Periode,

---

[1] Hartig, Th., Über die Zeit des Zuwachses der Baumwurzel. Bot. Zeit. 1863, p. 288.

[2] Aus Strasburger: „Leitungshahnen" p. 37 zitiert.

Russow: Über den Inhalt der parenchymatischen Elemente der Rinde vor und während des Knospenaustriebes. Sitzber. d. Dorp. Naturf. Ges. 1882, p. 388.

[3] Gulbe, a) Über die periodische Activität in den Wurzeln unserer Bäume (Arbeiten der St. Petersburger Naturf. Gesellsch. Bd. XVIII, p. 45; russisch). Referiert im Bot. Centrbl. Bd. 38, p. 487.

b) Über die periodische Thätigkeit des Cambiums in den Wurzeln unserer Bäume (Jahrber. des St. Petersburger Forstinstituts Bd. III p. 1—47 St. Petersburg 1888; russisch). Referiert im Centralbl. Bd. 40, p. 43.

[4]) Hämmerle, J., Zur Organisation von Acer Pseudoplatanus. Bibliotheca botanica Heft 50, 1900, p. 12 und 55.

aber dieselbe fällt nicht mit dem Wachstum der oberirdischen Teile zusammen. Im Gegenteil, überall ist zeitliche Arbeitsteilung wahrzunehmen.

Bei den untersuchten Laubhölzern [1] tritt im Herbst nach Abschluss des oberirdischen Triebes ein Wurzelwachstum ein; die Beendigung derselben findet früher oder später statt; der Winter wirkt hier nur verzögernd, nicht wirklich abschliessend.

Die Nadelhölzer stellen sich den Laubhölzern insofern gegenüber, als hier der Herbst- und Frühjahrstrieb durch die Wintermonate getrennt sind."

Dieser lezte Satz steht mit den oben angeführten Beobachtungen von Mohl nur soweit in Einklang, als angenommen wird, dass im Winter Ruhe herrscht, nicht aber in Betreff des Wachstums in der übrigen Zeit. Denn nach Resa schiebt sich zwischen die beiden Perioden des Wurzelwachstums eine Ruhepause, in der die Entwicklung der oberirdischen Teile vor sich geht, während nach Mohl die Ausbildung des Jahresringes der Wurzel gerade in den Sommer fällt.

Die Richtigkeit der eben angeführten Ergebnisse Resas bestreitet Wieler [2] sowohl aus theoretischen Gründen, wie auf Grund seiner eigenen Untersuchungen. Nach ihm findet in keinem Falle eine herbstliche Wachstumsperiode statt, wie Resa sie annimmt. Er fand zwar auch einige junge Wurzeln an den Weiden am 12. Dezember, 24. Januar und 25. Februar, schreibt dies aber dem Umstande zu, dass die Exemplare lange Zeit im warmen Zimmer gestanden haben, wo voraussichtlich die Wurzeln erst gebildet worden seien. [3]

Weiter schreibt er: [4]

„Die Wurzelbildung fällt nach meinen Angaben mit der Blätterbildung zusammen, sie mag früher beginnen als diese, aber sie dürfte schwerlich auch in einem einzigen Falle länger dauern."

Wieler bestreitet also, dass die Wurzeln im Herbst und im

---

[1] Unter anderen Quercus Robur, Alnus glutinosa, Acer campestre.

[2]) Wieler, A., Über das Bluten der Pflanzen. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1893, p. 101.

[3] a. a. O., p. 105.

[4] p. 106.

Winter wachsen. Ganz neuerdings vertritt nun Petersen [1] in Bezug auf die Periodizität des Wurzelwachstums den Standpunkt Resas gegen Wieler.

Seine Untersuchungen sind an 2—5jährigen und noch älteren Exemplaren von Acer Pseudoplatanus, Fraxinus excelsior, Alnus glutinosa und einer ganzen Reihe anderer Laub- und Nadelhölzer durchgeführt worden.

Er fand für Acer Pseudoplatanus zwei Vegetationsperioden, die erste von Februar bis Juni, die zweite von August bis September oder Oktober reichend. Das Wachstum soll in der letzten Periode erheblich intensiver sein. Im Winter befinden sich die Wurzeln in Ruhe.

Anlässlich meiner oben erwähnten [2] Untersuchungen konnte ich an einer grossen Reihe Exemplare von Acer Pseudoplatanus das Verhalten der Wurzeln genau studieren.

Die ein- bis fünfjährigen Exemplare standen auf verschiedenen Beeten im Botanischen Garten zu Göttingen.

Sie waren aus Früchten gezogen und zeigten auf dem gut gedüngten Boden im allgemeinen eine kräftige Entwicklung. Unter den von mir untersuchten Exemplaren hatten

die	einjährigen	eine Höhe	von	163—600	mm
„	zweijährigen	„	„	300—1800	„
„	dreijährigen	„	„	500—3000	„
„	vierjährigen	„	„	4000—5000	„
„	fünfjährigen	„	„	3500—6000	„

Ausserdem wurden noch einige Topfexemplare untersucht, die einige Jahre auf dem Balkon des Instituts gestanden hatten. Diese Topfexemplare waren viel schwächer entwickelt. Ein vierjähriges Exemplar hatte eine Höhe von 950 mm, ein fünfjähriges nur von 750 mm.

Auch einige gelegentliche Beobachtungen an Fagus silvatica und Corylus Avellana wurden aufgenommen, ebenso einige Angaben, die noch von Herrn Dr. Laubert, meinem Vorgänger in der Assistentenstelle am Pflanzenphysiologischen Institut zu Göttingen herrühren.

---

[1] Petersen, O. G., Nogle Untersogelser over Træernes Rodliv. (Einige Untersuchungen über das Wurzelleben der Bäume) Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Farhandlinger 1898.

[2] Siehe p. 151.

Einjährige Exemplare.

4. IV. 1898.

3 Exemplare. Länge der grössten Knospen 5—7 mm. Mehrzahl der Wurzelspitzen noch im Ruhezustand,[1] das Wachstum beginnt eben. (Dr. Laubert.)

19. IV. 1898.

3 Exemplare. Knospen etwas getrieben; Länge 13 mm. Mehrzahl der Wurzeln noch im Ruhestand. Einige Spitzen etwas weiter als bei den Exemplaren vom 4. IV. (Dr. Laubert.)

25. V. 1898.

Mehrere Exemplare. Zuwachs der grösseren und kleineren Nebenwurzeln noch sehr gering, seltener 2—3 mm lang. (Dr. Laubert.)

9. VII. 1900.

5 Exemplare, 130—250 mm. Wurzelspitzen im Wachstum begriffen. Auch noch frische bis 40 mm lange Wurzeln vorhanden. (Sehr nasses Wetter!)

19. VII. 1899.

3 Exemplare, 230, 320, 330 mm. Wurzelspitzen meist noch im Wachstum begriffen. Neue Wurzeln noch nicht vorhanden.

7. VIII. 1899.

2 Exemplare, 200, 220 mm. Die längeren kräftigen Wurzeln wachsen noch an ihrer Spitze fort. Die schwächeren sind zur Ruhe gekommen. Neue Wurzeln nicht vorhanden. Neue Blätter noch in Bildung.

23. VIII. 1899.

2 Exemplare 400, 400 mm. Kein Wachstum. Neue Wurzeln nicht vorhanden.

20. X. 1898.

4 Exemplare, 163—250 mm. Wurzelspitzen teilweise im Wachstum begriffen.

---

[1] Ob eine Wurzel sich in Ruhe befindet oder nicht, lässt sich unter dem Mikroskop im ganzen ohne Schwierigkeit entscheiden. Die wachsende Spitze besitzt die Form eines ziemlich langen zugeschärften Kegels von heller Farbe, an dem die meristematische Natur gut hervortritt, während bei der ruhenden Wurzel die Spitze abgestumpft ist, das Rindengewebe getrennt erscheint, und das Meristem auf die innerste Spize beschränkt ist. Der Neuzuwachs in der folgenden Periode ist an der Beschaffenheit der Rinde kenntlich und von dem älteren Teil der Wurzel durch eine leichte ringförmige Einschnürung geschieden.

23. X. 1898.

6 Exemplare, 300—600 mm. Bei den meisten Exemplaren Winterknospen gebildet. Nur bei einem noch nicht vorhanden. Viele Blätter noch grün, einige gelb und tot.

4 Exemplare besassen grosse neue Wurzeln bis zu 100 mm Länge. Manchmal bilden sie die Verlängerung älterer stärkerer Wurzeln. Meist aber entspringen sie direkt aus den kräftigsten Wurzeln.

Bei 2 Exemplaren neue Wurzeln noch nicht vorhanden. Dort aber viele Wurzelspitzen eben erst zur Ruhe gekommen.

8. 1. 1900.

2 Exemplare, 330, 360 mm. Die im Herbst gebildeten dicken fleischigen Wurzeln an der Spitze nicht mehr weiter wachsend. Desgleichen die feineren Wurzeln in Ruhe. Neue Wurzeln fehlen.

2. III. 1899.

3 Exemplare, 200, 250, 500 mm. Nur an einigen grösseren Wurzeln von 30—40 mm und einigen kleineren Seitenwurzeln von 2—3 mm Länge noch lebende primäre Rinde zu sehen. Dies wahrscheinlich die zuletzt gebildeten Wurzeln. Die Wurzelspitzen wachsen nicht.

Zweijährige Exemplare.

7. XI. 1898.

2 Exemplare, 1600, 1700 mm. Die Blätter noch überall grün. Grosse neue Wurzeln im Wachstum. Sie entspringen an den kräftigsten Seitenwurzeln weiter zurück nach der Hauptwurzel zu oder direkt aus dieser.

29. XI. 1898.

5 Exemplare I.—V. 1320, 1200, 750, 430, 400 mm.

I.

5—7 kräftige, neue im Wachstum begriffene Wurzeln von 20—40 mm Länge und 1,25—1,5 mm Dicke. Zwei von diesen entspringen direkt aus der Hauptwurzel, vier an sehr kräftigen Nebenwurzeln, meist nur 20—40 mm von der Hauptwurzel entfernt. Die Spitzen älterer Wurzeln wachsen nur ganz wenig.

II.

Mehrere neue im Wachstum begriffene, kräftige Wurzeln, 40 mm lang, 1,5 mm dick. Die Spitzen der älteren Wurzeln wachsen nicht.

III. IV. V.

Nur selten grössere neue Wurzeln wie bei I. und II. Die Spitzen der älteren Wurzeln wachsen kräftig.

2. III. 1899.

7 Exemplare 500—1800 mm. Kein Wurzelwachstum. Es gilt für diese Exemplare genau dasselbe wie für die einjährigen vom selben Datum (siehe p. 155).

6. IV. 1899.

5 Exemplare. 800, 800, 1000, 1100, 1400 mm. Knospen eben angetrieben. Wurzelwachstum beginnend. Neue Wurzeln teils eben aus der Hauptwurzel hervorbrechend, teils schon 4—5 mm lang, 2 mm dick. Die Wurzelspitzen meist noch in Ruhe, nur hier und da einige schon wachsend.

17. IV. 1899.

4 Exemplare. 300, 1000, 1000, 1400 mm. Knospen weiter als am 6. IV. 99. Das 300 mm hohe Exemplar ohne neue Wurzeln. Die anderen mit einer Reihe von 1—2 mm dicken, bis 120 mm langen Wurzeln versehen. Spitzen der feinsten Wurzeln in Ruhe. Viele grössere Wurzeln durch Spitzenwachstum verlängert.

19. VII. 1899.

5 Exemplare 400, 500, 500, 650, 950 mm. Wurzelspitzen noch im Wachstum, wenigstens in einigen kleinen Systemen. Neue Wurzeln noch nicht vorhanden.

7. VIII. 1899.

7 Exemplare 200—1000 mm. Winterknospe noch nicht überall ausgebildet. An kleineren Systemen der Wurzel Spitzen stellenweise noch im Wachstum. Auch längere Wurzeln noch vereinzelt im Wachstum. Neue Wurzeln an einem Exemplar konstatiert, dessen Wurzel aber eine seitliche Verletzung zeigte.

Dreijährige Exemplare.

19. VII. 1899.

4 Exemplare 500, 1600, 1900, 1900 mm. Neue Wurzeln im Wachstum, bis 30 mm lang, aus der Hauptwurzel entspringend. An ihnen schon Nebenwurzeln sich entwickelnd. Das übrige Wurzelsystem in Ruhe. Nur ganz vereinzelt in einem kleineren System eine kräftigere Spitze noch wachsend.

7. VIII. 1899.

5 Exemplare. Bis 2000 mm. Bei einem Exemplar waren bis auf den oberen Teil des dritten Jahrestriebes sämtliche Knospen entfernt. Die Wurzelspitzen in Ruhe. Neue, dicke, bis 100 mm lange Wurzeln im Wachstum.

Die Haupttriebe entwickelten noch Blätter, während die Seitentriebe schon ihre Winterknospe gebildet hatten.

23. VIII. 1899.

6 Exemplare 2500—3000 mm. Wurzelspitzen in Ruhe. Neue Wurzeln im Wachstum, bis 150 mm lang, 2—3 mm dick.

8. I. 1900.

2 Exemplare 1800, 2300 mm. Nur an einem Exemplar noch eine 20 mm lange dicke Wurzel im Wachstum. Die übrigen alle in Ruhe.

Vierjährige Exemplare.

8. XI. 1899.

2 Exemplare 4000—5000 mm. Blätter abgefallen oder doch verwelkt. Neue Wurzeln im Wachstum begriffen.

Fünfjährige Exemplare.

20. VII. 1899.

3 Exemplare 3500, 5000, 6000 mm. Neue Wurzeln teils eben hervorbrechend, teils schon weiter. Es konnten noch deutlich die alten im Frühling gebildeten Wurzeln unterschieden werden. Alle neuen Wurzeln entspringen aus ziemlich dicken Stellen der Hauptwurzel.

Topfexemplare.

7. XI. 1898.

Fünfjähriges Exemplar, 750 mm. Die meisten Wurzeln in Ruhe. Nur ganz vereinzelt Wurzelspitzen zu finden, die entweder eben ihr Wachstum eingestellt haben, oder eben zu wachsen anfangen.

24. XI. 1898.

Vierjähriges Exemplar, 950 mm. Der letzte Jahrestrieb hatte eine Länge von 260 mm. Blätter längst abgefallen.

Die meisten Wurzeln in Ruhe. Eine Anzahl von Wurzeln vor einiger Zeit zur Ruhe gekommen, hatten ein Wachstum von

4,5 mm in maixmo durchgemacht, andere schickten sich eben an zu wachsen. Nur wenige waren schon seit längerer Zeit in Entwicklung. Diese zeigten ein sehr kräftiges Wachstum.

Fagus silvatica.

26. V. 1899.

Vierjähriges Exemplar, 160 mm. Neue wachsende Wurzeln bis 2,5 mm dick, aus der dicken Hauptwurzel entsprungen.

Corylus Avellana.

8. I. 1900.

Vierjähriges Exemplar, 1400 mm. Die meisten im Herbst gebildeten Wurzeln in Ruhe. Einige 10—20 mm lange Wurzeln jedoch im Wachstum.

Aus den vorstehenden Angaben ist folgendes ersichtlich. — Anfang März befindet sich das ganze Wurzelsystem bei Acer Pseudoplatanus in einem Zustand der Ruhe. In den ersten Tagen des April fangen die Wurzeln an zu wachsen. Der Anfang der Wurzelthätigkeit fällt ziemlich genau mit dem Treiben der Knospen zusammen. Viele der kleineren Wurzeln beginnen langsam weiter zu wachsen. Ausserdem brechen aus der Hauptwurzel und den stärksten Seitenwurzeln neue hervor, die sich sehr kräftig entwickeln und in 14 Tagen bis 120 mm lang werden können. Dasselbe wurde auch an der vierjährigen Buche beobachtet.

Bei den ein- und zweijährigen Exemplaren dauert das Wurzelwachstum bis Mitte Juli oder Anfang August. Im August finden sich aber immer noch einige stärkere Wurzeln im Wachstum.

Bei den drei-, vier- und fünfjährigen Exemplaren sind dagegen die Wurzelspitzen schon Mitte Juli in Ruhe. Um diese Zeit brechen bei ihnen bereits neue hervor. Diese entspringen namentlich aus der Hauptwurzel und an der Basis der stärkeren Nebenwurzeln. Bei den drei- und mehrjährigen Exemplaren tritt also die Periode der Neubildung von Wurzeln schon im Juli auf.

Anders, wie gesagt bei den ein- und zweijährigen Exemplaren, die noch im August Verlängerung der Wurzeln durch Spitzenwachstum zeigen, während neue Wurzeln noch nicht vor-

handen sind. Ende August ist bei ihnen das ganze Wurzelsystem zur Ruhe gekommen. Erst Mitte Oktober beginnt eine neue Wachstumsperiode. Es treten dann die ersten neuen Wurzeln auf, die sich am kräftigsten im November entwickeln. Bei allen Exemplaren aber brechen die neuen Wurzeln immer aus den ältesten hervor.

Im Januar war bei den einjährigen Exemplaren vollständige Ruhe eingetreten. Auch bei den dreijährigen waren beinahe alle Wurzeln im Ruhestande. Bei einem vierjährigen Exemplar von Corylus Avellana fanden sich dagegen mehrere kürzlich entstandene neue Wurzeln. Bei Acer Pseudoplatanus fällt demnach auf die Monate Januar, Februar, März eine vollständige Ruheperiode.

Zwischen kräftigen und schwachen Exemplaren scheint in sofern ein Unterschied zu bestehen, als bei den schwach entwickelten zweijährigen Exemplaren am 29. XI. 1898 nur die Spitzen der Wurzeln wuchsen, während neue Wurzeln sich nur ganz vereinzelt zeigten.

Dies wird auch durch das Verhalten der Topfexemplare bestätigt. Das eine sehr schwach entwickelte fünfjährige Exemplar zeigte überhaupt nur sehr geringe Wurzelthätigkeit. Das etwas kräftigere vierjährige Exemplar liess ein verspätetes Auftreten der neuen Wurzeln bemerken. Auch war das Wachstum hier nicht sehr stark.

Meine Resultate stimmen also weder mit denen Resas noch mit denen Wielers überein. Während Resa für die Laubbäume im Winter nur eine Verzögerung des Wachstums annimmt, nach Wieler im Winter und Herbst die Neubildung ruht, findet nach meinen Beobachtungen bei Acer Pseudoplatanus im Frühling und Herbst Neubildung von Wurzeln statt, deren Wachstum im Januar sicher zur Ruhe kommt.

Dagegen stimme ich mit Resa und Petersen in dem Punkte überein, dass zwei jährliche Wachstumsperioden vorhanden sind. Nur über die Dauer und Intensität weichen meine Befunde ab.

Gegen Petersen muss ich betonen, dass ich gerade die Hauptthätigkeit des Wachstums im Frühjahr gefunden habe, und dass ferner Unterschiede bestehen zwischen ein- und zweijährigen Exemplaren auf der einen und drei- und mehrjährigen auf der anderen Seite. Es ist nicht ausgeschlossen, dass ältere Exemplare von über 6 Jahren sich noch anders verhalten. Das habe ich aber nicht näher untersucht.

Es scheint also nach allen bisher vorliegenden Untersuchungen, dass die Verhältnisse für verschiedene Bäume nicht gleich liegen. Ausserdem dürften jedenfalls Boden- und Witterungsverhältnisse nicht ohne Einfluss sein, ebenso wie ohne Zweifel die klimatischen Bedingungen sehr in Betracht kommen werden.

Hinreichende Klarheit darüber werden nur fortgesetzte sorgfältige Untersuchungen geben können.

Göttingen, Pflanzenphysiologisches Institut, den 25. Juli 1900.

Während des Druckes vorstehender Mitteilung hatte ich Gelegenheit, einige weitere Beobachtungen zu machen, über die ich hier gleich noch berichten will.

Acer Pseudoplatanus.

17. X. 1900.

Einjähriges Exemplar, 340 mm. Winterknospe eben fertig. Blätter noch rein grün. 5—6 kräftige, neue Wurzeln im Wachstum, bis 20 mm lang, direkt aus der Hauptwurzel entspringend. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass die kambiale Thätigkeit in der Hauptwurzel noch nicht abgeschlossen war.

1. XI. 1900.

4 dreijährige Exemplare, 2000, 2500, 3000 mm. Winterknospen geschlossen. Blätter noch nicht abgefallen, doch vielfach schon etwas vergilbt. An einigen Exemplaren eine grosse Anzahl kräftiger, neuer Wurzeln im Wachstum, an anderen nur wenige. Länge bis zu 40 mm, Dicke bis zu 1,5 mm.

Salix spec.

11. VIII. 1900.

4 dreijährige Exemplare, 2000, 2500, 3000, 4000 mm. Knospen noch nicht geschlossen. Aus sehr kleinen Stecklingen erwachsen. Kräftige neue Wurzeln bis mehrere Centimeter lang.

Corylus Avellana.

11. VIII. 1900.

Dreijähriges kräftiges Exemplar. Ein kräftiger Haupttrieb 1800 mm, 2 schwächere Nebentriebe 1800 und 1300 mm. Auch

dies Exemplar zeigt (wie dasjenige vom 8. I. 1900) keine gut entwickelte Pfahlwurzel. Die Wurzeln gehen sehr flach im Boden seitlich. Die Sprossspitzen wachsen noch kräftig. Zahlreiche neue Wurzeln an der Wurzelbasis und in ihrer Nachbarschaft, zum Teil viele Centimeter lang.

29. XI. 1900.

1. 4 ein- bis zweijährige Triebe vom Wurzelausschlag eines grösseren Exemplars. Winterknospen geschlossen. Die meisten Blätter abgefallen, einige wenige noch frisch und grün. 2 Exemplare, 800, 1000 mm ohne neue Wurzeln. Kambiumthätigkeit abgeschlossen. 2 Exemplare, 500, 600 mm, mit kräftigen, neuen im Wachstum befindlichen Wurzeln. Sie sind bis 70 mm lang und 2 mm dick und entspringen aus den starken Wurzelstämmen in der Nähe der Bodenoberfläche. Auch die älteren Wurzeln sind durch noch andauerndes Wachstum verlängert.

2. 3 aus Samen gewachsene Exemplare.

a) 2 einjährige 170, 220 mm. Winterknospen geschlossen. Die meisten Blätter abgefallen. Neue Wurzeln fehlen. Nur einige Spitzen im Wachstum. Kambiumthätigkeit in der Hauptwurzel erloschen.

b) Ein zweijähriges Exemplar, 400 mm. Winterknospe geschlossen, Blätter abgefallen. An mehreren Wurzeln Verlängerung durch sehr kräftiges Wachstum (Länge bis 100 mm, Dicke 2 mm). Auch in den älteren Teilen bis zu 10 mm lange neue Wurzeln. An der Hauptwurzel selbst keine neuen Wurzeln.

Fraxinus spec.

29. XI. 1900.

2 zweijährige Exemplare aus dem Botanischen Garten, 250, 300 mm. Winterknospen geschlossen, Blätter abgefallen. Im Herbst neue Wurzeln gebildet, die jetzt zur Ruhe gekommen. Kambiumthätigkeit eingestellt. In der Wurzel enthält besonders die Rinde sehr viel Stärke.

Fraxinus excelsior.

1. XII. 1900.

8 zwei- bis vierjährige Exemplare, 320—1050 mm, unter Kiefern im Walde gewachsen. Keine frischen Wurzeln. Auch

war nicht zu entscheiden, ob im Herbst neue Wurzeln getrieben. Die Exemplare befanden sich indessen unter so ungünstigen Bedingungen, dass aus ihrem Verhalten keine Schlüsse zu ziehen sind.

Quercus Robur.

11. VIII. 1900.

4 zweijährige Exemplare, 330, 360, 600, 625 mm. Zweiter Trieb fertig. An einem Exemplar ein dritter Trieb noch nicht ganz ausgewachsen. Kräftige neue Wurzeln im Wachstum, in maximo nur wenige Centimeter lang.

26. XI. 1900.

4 zweijährige Exemplare, 290, 300, 370, 450 mm. Winterknospen geschlossen, Blätter tot. Bei drei Exemplaren lange Wurzeln, zum Teil Fortsetzungen älterer, zum Teil aus der Hauptwurzel im Herbst hervorgebrochen. Letztere namentlich in der Nähe des Wurzelhalses. Wachstum seit einiger Zeit beendet.

Die Eiche besitzt im Gegensatz zur Haselnuss eine ausgezeichnet gut entwickelte Pfahlwurzel, die im 2. Jahr durchaus keine irgendwie stärkere Verzweigung zeigt. Sehr schön fällt hier auch die bedeutend kräftigere Ausbildung des Wurzelsystems in die Augen. Die herausgebrachten Wurzelstücke[1]) massen 500, 550, 620 mm, gegenüber 290, 450, 370 mm Triebhöhe. Auch die Dicke der Wurzeln war viel bedeutender.

Ein Exemplar zeigte im Herbst keine Wurzelthätigkeit. Es verhalten sich die einzelnen Individuen demnach verschieden.

Fagus silvatica.

11. VIII. 1900.

4 vierjährige Exemplare, 180, 500, 950, 1000 mm. Winterknospen geschlossen. Neue Wurzeln fehlen vollständig.

17. X. 1900.

3 vierjährige Exemplare, 350, 500, 600 mm. Neue Wurzeln fehlen. Wurzeln bis zu 500 mm aus dem Boden herausgebracht. Wurzelhals 13—14 mm, unteres Ende 2—3 mm dick. Bei der Buche finden wir schon früh eine stärkere Verzweigung der Pfahl-

---

[1] Am abgerissenen Ende besassen einige Wurzeln noch eine Dicke von 5 mm. Die Maximaldicke betrug 12 mm.

wurzel. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass das kambiale Wachstum in den Wurzeln vollständig abgeschlossen war.

14. XI. 1900.

Zwei ca. 12—15jährige Exemplare, 2500, 4000 mm, aus einem grösseren Bestande im Botanischen Garten. Winterknospen geschlossen, Blätter verwelkt. Neue Wurzeln fehlen gänzlich. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass die kambiale Thätigkeit vollständig erloschen war.

26. XI. 1900.

7 Exemplare von 6—10 Jahren aus dem Walde geholt, 200, 220, 240, 250, 270, 310, 430 mm. Knospen geschlossen, Blätter abgefallen. Neue Wurzeln fehlen. Sehr auffallend ist die im Vergleich zu den oberirdischen Teilen ausserordentlich mächtige Ausbildung des Wurzelsystems. Die mikroskopische Untersuchung erwies, dass die Kambiumthätigkeit erloschen war. In der Wurzel grosse Mengen von Stärke.

Fagus silvatica zeigt demnach im Herbst keine Wurzelthätigkeit.

Meine vorstehenden Ergebnisse werden durch diese Ergänzungen insofern bestätigt und erweitert, als auch für Quercus, Salix, Corylus im Herbst Wurzelthätigkeit, und zwar Bildung kräftiger neuer Triebwurzeln nachgewiesen werden konnte. Abweichend verhält sich nur Fagus silvatica, bei der ich kein Wachstum fand im Gegensatz zu Resa und Petersen, aus deren Angaben indessen auch nicht auf Neubildung kräftiger Wurzeln geschlossen werden kann.

Im Verhalten der Bäume zeigen sich also weitgehende Differenzen, wie dies auch für Stauden wesentlich von Rimbach nachgewiesen wurde. Im allgemeinen wird man aber trotz der Ergebnisse Wielers den Standpunkt von Resa für den zutreffenderen halten müssen. Eine weitere Klärung dieser Verhältnisse ist zu wünschen.

Litteraturverzeichnis.

Büsgen, M., Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena 1897.

Daniel, Lucien, Sur les Racines Napiformes Transitoires des Monocotylédones. Revue Générale de Botanique 1891, Tome troisième p. 451.

Gulbe, Über die periodische Activität in den Wurzeln unserer Bäume. (Arbeiten der St. Petersburger Naturf. Gesellsch. Bd. XIII; russisch). Referiert im Bot. Centralbl., Bd. 38, p. 487.

— Über die periodische Thätigkeit des Cambiums in den Wurzeln unserer Bäume. (Jahresber. des St. Petersburger Forstinstituts. Bd. III; russisch). Referiert im Bot. Centralbl. Bd. 40., p. 43.

Hämmerle, J., Zur Organisation von Acer Pseudoplatanus. Bibliotheca botanica, Heft 50. Stuttgart 1900.

Hartig, Th., Über die Zeit des Zuwachses der Baumwurzel. Bot. Zeit. 1863, p. 288.

Irmisch, Th., Zur Morphologie der monocotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.

Meyer, A., Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895, p. 250 f.

v. Mohl, H., Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln. Bot. Zeit. 1862.

Petersen, O. G., Nogle Untersogelser over Træernes Rodliv. (Einige Untersuchungen über das Wurzelleben der Bäume) Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Farhandlinger 1898. Avec un résumé français.

Resa, Fr., Über die Periode der Wurzelbildung. Bonner Dissertation 1877.

Rimbach, A., Über die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln. Ber. d. D. Bot. Gesel. 1893, p. 94.

— Über die Ursache der Zellhautwellung in der Exodermis der Wurzel. Ebend. 1893, p. 467.

— Über die Jahresperiode tropisch-andiner Zwiebelpflanzen. Ebend. 1895, p. 88.

Rimbach, A., Zur Biologie der Pflanzen mit unterirdischem Spross. Ebend. 1895, p. 141.
— Über die Tieflage unterirdisch ausdauernder Pflanzen. Ebend. 1896, p. 164.
— Zur Kenntnis von Stenomesson aurantiacum. Ebend. 1896, p. 372.
— Über die Lebensverhältnisse der geophilen Pflanzen. Ebend. 1897, p. 92.
— Über die Lebensweise von Arum maculatum. Ebend. 1897, p. 178.
— Über die Lebensweise des Allium ursinum. Ebend. 1897, p. 248.
— Biologische Beobachtungen an Colchicum autumnale. Ebend. 1897, p. 298.
— Über Lilium Martagon. Ebend. 1898, p. 104.
— Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ebend. 1899, p. 18.
— Die kontraktilen Wurzeln und ihre Thätigkeit. Fünfstücks Beiträge zur Wissenschaftl. Botanik. Bd. II., Abt. 1., p. 1, 1897.
— Das Tiefenwachstum der Rhizome. Ebend. Bd. III., Abt. 2, p. 177, 1898.
Strasburger, E., Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen. Jena 1891.
Wieler, A., Über das Bluten der Pflanzen. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen 1893, Bd. 6.

Das Verhalten verholzter Membranen gegen Kaliumpermanganat, eine Holzreaktion neuer Art.

Von

C. Mäule.

Unsere Kenntnis von der chemischen Natur der verholzten Membranen ist trotz der grossen Zahl von Untersuchungen auf diesem Gebiet verhältnismässig gering. Zwar wurde im Anschluss an frühere Forscher durch Hoppe-Seyler [1]) und durch Lange [2]) nachgewiesen, dass die verholzte Membran zum grossen Teil, bis zu 60 %, aus Zellulose besteht, aber über den Rest, namentlich über diejenigen Stoffe, welche den verholzten Membranen ihren von dem der eigentlichen Zellulose abweichenden Charakter verleihen, ist bis jetzt nur sehr wenig Sicheres bekannt.

Thomsen [3]) stellte aus verschiedenen Holzarten mittelst Kalilauge einen Stoff dar, den er als „Holzgummi" bezeichnete und der später durch Wheeler und Tollens [4]) als ein Pentosederivat (Xylan) erkannt wurde. Lange spaltete durch Erhitzen mit konzentrierter Kalilauge aus dem xylanfreien Holz einige Stoffe ab, die er Ligninsäuren nannte. Ferner erhielten Lindsey und Tollens [5]) aus der Sulfitlauge eine amorphe Substanz, deren chemische Natur aber nicht entschieden ist. Jedoch selbst abgesehen davon, dass manche dieser Präparate keine reinen Stoffe darstellen, und dass bei der Einwirkung von starken Basen auf

---

1) Hoppe-Seyler, Zeitschrift f. physiol. Chemie, 1888, XIII, p. 84.
2) G. Lange, Zeitschrift f. physiol. Chemie, 1899, XIV, p. 283.
3) Thomsen, Journal f. praktische Chemie, Bd. XIX, p. 146.
4) Wheeler u. Tollens, Annalen der Chemie, 1889, Bd. 254, p. 304.
5) Lindsey u. Tollens, Annalen d. Chemie u. Pharm., 1891, Bd. 267, p. 370.

das Holz die Gefahr sehr gross ist, nicht die im Holze vorkommenden Stoffe selber, sondern Spaltungsprodukte derselben zu erhalten, ist von diesen oben erwähnten Stoffen keiner als diejenige Substanz erkannt worden, welche die Zellulose verholzt, d. h. ihre Unlöslichkeit in Kupferoxydammoniak zur Folge hat. Die Darstellung des hypothetischen Lignins ist also bis jetzt noch nicht gelungen. Man hatte allerdings eine stattliche Zahl von Reagenzien gefunden, welche verholzte Membranen färbten, und welche man glaubte als Ligninreagenzien ansehen zu dürfen. An der Spitze derselben steht das von Wiesner [6]) aufgefundene Phlorogluzin, welches mit Salzsäure das Holz intensiv rot färbt. Im Laufe der Zeit reihten sich an das Phlorogluzin eine grosse Anzahl anderer Stoffe, teils Phenole, teils Amine oder Anilinsalze, welche sich u. a. bei A. Zimmermann [7]) oder in Czapeks neuer Holzuntersuchung [8]) zusammengestellt finden.

Die Bedeutung dieser später aufgefundenen Lignin-Reagenzien ist gering, denn an praktischer Brauchbarkeit übertrifft kaum eines das Phlorogluzin, und andererseits haben sie auch unsere Kenntnis von der chemischen Natur dieses färbbaren Holzbestandteils nur wenig gefördert. Auch die Darstellung dieses Bestandteils, des „Trägers der Ligninreaktionen", wurde von verschiedener Seite versucht.

Singer [9]) wies darauf hin, dass die Reaktionen durch das Vorhandensein gewisser aromatischer Aldehyde im Holz ihre Erklärung finden, und dass im Vanillin und Koniferin zwei beständige Begleiter verholzter Membranen zu erblicken seien.

Da die späteren Arbeiten Hoffmeisters [10]), Seliwanoffs [11])

[6]) Wiesner, Note über das Verhalten des Phlorogluzins und einiger verwandten Körper zur verholzten Zellmembran, Ber. d. Ak. d. Wiss. z. Wien. Math. Nat. Klasse, Bd. 77, I, 1878.

[7]) A. Zimmermann, Botanische Mikrotechnik, 1892, p. 142, 143.

[8]) Friedr. Czapek, Ueber die sogenannten Ligninreaktionen des Holzes. Zeitschr. f. physiolog. Chemie, 1899, XXVII, p. 146, 147.

[9]) Singer, Beiträge zur näheren Kenntnis der Holzsubstanz und der verholzten Gewebe. Ber. d. Akad. d. Wiss. z. Wien. Math. Nat. Klasse, 1882, Bd. 85, I, p. 345.

[10]) Landwirtschaftl. Jahrbücher, Bd. 17.

[11]) Seliwanoff, Ueber Holzstoff und seine Reaktionen. Petersburger Naturforschergesellschaft V. Botanik, XX, 1889. (s. Referat Botan. Centralblatt, 1891, Bd. 45, p. 279.)

und Ihls [12]) zu keinen bestimmten reinen Körpern führten, so wurden bis in die neueste Zeit Vanillin und Koniferin als diejenigen Bestandteile des Holzes angenommen, welche die fraglichen Reaktionen bedingen. Dass aber das Eintreten derselben oder ähnlicher Farbenreaktionen nicht notwendig auf das Vorhandensein gerade jener zwei bestimmten Aldehyde hinweise, haben Ihl [12]) und Nickel [13]) dargethan, indem sie auf andere Aldehyde hinwiesen, welche ähnliche Farbenreaktionen zeigen. Namentlich letzterer übt scharfe Kritik, welche ihn zu der Ansicht Seliwanoffs führt, dass die bisher bekannten Thatsachen wohl die Annahme eines Aldehyds im Holz rechtfertigen, dass aber die Gründe noch nicht hinreichen, gerade das Vanillin als diesen Aldehyd anzusprechen. Demgegenüber sucht Hegler in einer ziemlich umfangreichen Arbeit [14]) nachzuweisen, dass die von Nickel geltend gemachten Einwürfe, namentlich der Unterschied in der Färbung durch Phlorogluzin-Salzsäure, nicht zutreffen, und dass der in Frage stehende Aldehyd daher nichts anderes als Vanillin sein könne.

Um zu entscheiden, welche von diesen auseinandergehenden Ansichten richtig sei, schien es mir nötig, vorher eine Frage zu prüfen, welcher diese Forscher nicht näher getreten sind: ob nämlich der fragliche Aldehyd in der verholzten Membran als solcher eingelagert sich vorfinde, oder ob er mit der Zellulose eine chemische Verbindung eingegangen sei. Man nahm bisher gewöhnlich an, dass die Zellulose durch Einlagerung verschiedener Substanzen in Holz übergehe. (Vgl. z. B. Hegler, l. c., p. 41 u. 42, ferner Strasburgers Lehrbuch d. Botanik, p. 56). Indem ich die Einwirkung von Aldehyde lösenden Substanzen, Wasser, Benzol, Äther, sowie die Einwirkung oxydierender Substanzen, namentlich des übermangansauren Kalis auf verholzte Membranen studierte, gelangte ich zu der Überzeugung, dass der fragliche Aldehyd, wenigstens die weitaus grösste Menge desselben, im Holz

---

[12]) Ihl, Zimmtaldehyd, ein wahrscheinlicher Bestandteil der Holzsubstanz. Chemikerzeit., 1889 und 1891.

[13]) Nickel, a) Die Farbenreaktionen der Kohlenstoffverbind. Berl. 1890. b) Bemerkungen über die Farbenreaktionen und die Aldehydnatur des Holzes. Botan. Centralbl., 1889, p. 753.

[14]) Hegler, Histo-chemische Untersuchung verholzter Membranen. Flora, 1890, Bd. 73, p. 31—61.

nicht eingelagert sein könne, sondern mit der Zellulose in Verbindung getreten sein müsse.

Bevor aber diese Arbeit, welche im Manuskript nahezu fertig vorlag, dem Druck übergeben wurde,* erschien die bereits erwähnte Arbeit Czapeks [8]). In dieser Arbeit gelangte Czapek zu denselben Ergebnissen wie ich, nur gingen seine Untersuchungen in wesentlichen und wichtigen Punkten weit über die meinigen hinaus. Es ist Czapek nämlich gelungen, was Singer [9]), Seliwanoff [11]) Nickel [13]), Ihl [12]) u. a. vergebens versuchten, den Träger der Ligninreaktionen aus dem Holze darzustellen. Durch Einwirkung von kochender, konzentrierter Zinnchlorürlösung auf Holz und nachherige Behandlung der Lösung mit Äther oder Benzol konnte er die chromogene Substanz extrahieren. Es ist ihm auch gelungen, diese Substanz, einen bisher noch nicht bekannten Aldehyd, darzustellen. Er gab ihm den Namen Hadromal, und nahm ihn im Holze in Verbindung mit Zellulose, als Hadromalzelluloseäther an. Nach Erscheinen dieser Arbeit, in welcher ich die wichtigste der neueren Holzuntersuchungen erblicke, hielt ich es für angezeigt, meine Abhandlung zurückzuziehen, ich möchte aber nochmals betonen, dass Czapeks Annahme sich mit den Ergebnissen meiner Untersuchung deckt.

Durch diese Arbeit Czapeks verlieren alle, mit so vielem Eifer aufgesuchten sogenannten Lignin-Reaktionen ihre theoretische Bedeutung, sie sind lediglich Reaktionen auf Hadromal und treten nach Zerstörung oder Entfernung dieses Aldehyds aus der verholzten Membran nicht mehr ein. Um so interessanter aber ist nun eine Reaktion auf Holz, welche auch nach dem Zerstören des Hadromals noch eintritt, und welche ich in folgendem beschreiben möchte:

Die Manganat-Reaktion.

Lässt man auf verholzte Membranen einige Zeit eine Lösung von übermangansaurem Kali einwirken und wäscht dann mit Wasser aus, so sind dieselben infolge der oxydierenden Wirkung des

* Die erste Hälfte des druckreifen Manuskriptes befand sich bereits in meinen Händen, als jene Abhandlung Czapeks erschien.

Der Herausgeber.

Kaliumpermanganats gelb bis braun gefärbt. Durch Zusatz von Salzsäure werden die Membranen allmählich wieder entfärbt. Wäscht man nun wieder aus und setzt Salmiakgeist zu, so zeigen sich die verholzten Membranen tiefrot gefärbt, während die nicht verholzten hell und farblos bleiben.

Die Dauer der Einwirkung der Manganatlösung, sowie der Salzsäure hängt im Wesentlichen von der Konzentration der Flüssigkeiten ab; eine längere Einwirkung der Manganatlösung bedingt auch eine längere Einwirkung der Salzsäure. Dauert die Einwirkung des Manganats nicht lang genug, so tritt die Rotfärbung nicht oder nur schwach ein; eine allzulange Einwirkung des Manganats aber färbt die Membranen so dunkel, dass verdünnte Salzsäure erst nach stundenlanger Einwirkung die Membran wieder aufzuhellen vermag, dann aber tritt sehr häufig die Rotfärbung nicht mehr, oder nur unvollkommen ein; dagegen löst sich alsdann die Membran in Kupferoxydammoniak auf und wird durch Chlorzinkjod blau gefärbt — sie zeigt fast reinen Zellulosecharakter.

Ich verwendete zur Ausführung der Reaktion eine Lösung von 1 gr Manganat in 100 ccm dest. Wasser als Normallösung und liess die Schnitte ca. 5 Minuten in dieser Lösung liegen. Nach oberflächlichem Abwaschen auf dem Objektträger oder in einem Uhrschälchen setzte ich verdünnte Salzsäure zu, welche in 2—3 Minuten den Schnitt wieder aufhellte, nach abermaligem Abwaschen wie oben setzte ich einen Tropfen Salmiakgeist zu, oder, um von den Ammoniakdämpfen später nicht mehr behelligt zu werden, legte ich einfach den Objektträger mit dem abgewaschenen Schnitte nach unten über den Hals der geöffneten Salmiakgeistflasche, worauf — bei genügender Konzentration der Flüssigkeit — die Rotfärbung der verholzten Elemente sehr rasch eintrat. Etwas rascher geht die Ausführung der Reaktion von statten, wenn der Schnitt in der Manganatlösung (am einfachsten auf dem Objektträger) bis zum Kochen erhitzt wird; dann darf das Manganat nur wenige Sekunden einwirken, da sonst bereits eine Zerstörung der färbbaren und der verholzenden Substanz eintreten würde.

Die Farbennüance, welche verholzte Elemente nach Ausführung der Manganat-Reaktion zeigen, ist nicht immer gleich, sie wechselt von weinrot bis tief karminrot, sie ist also der durch Phlorogluzin-Salzsäure hervorgerufenen Färbung ähnlich, ohne aber

jenen Stich ins Gelbliche (ziegelrot-orange) zu zeigen, der nach meiner Erfahrung bei der Phlorogluzin-Salzsäure-Färbung nie fehlt. Die Reaktion, für welche der Name Manganatreaktion wohl passend sein dürfte, ist, richtige Ausführung vorausgesetzt, mindestens so scharf und empfindlich wie die Phlorogluzinreaktion. Sie ist allerdings nicht ganz so einfach in der Ausführung wie diese, doch ist sie gar nicht zu verfehlen, ausserdem glaube ich, dass sie auch von praktischer Bedeutung sein wird, schon aus dem Grunde, weil zu ihrer Ausführung nur solche Stoffe erforderlich sind, welche stets leicht zu beschaffen sind. Ferner verdient die Manganatreaktion den Vorzug bei solchen Schnitten, welche — man denke an Querschnitte durch Nadeln, Blätter oder grüne Stengel — dicht mit Inhaltsstoffen erfüllte Zellen haben. Durch die Behandlung mit Manganat und Salzsäure wird der die Zellwände verdeckende Inhalt zum grössten Teil zerstört, wodurch die Membranen selber um so klarer hervortreten. Doch liegt die Hauptbedeutung der Manganatreaktion darin, dass sie auch dann noch eintritt, wenn die Phlorogluzin-Salzsäure- und andere Reaktionen versagen, weil der Träger derselben, das Hadromal, in der Membran zerstört ist.

Da höchst wahrscheinlich das Kaliumpermanganat seiner oxydierenden Wirkung halber bei der Reaktion eine Rolle spielt, so lag es nahe, zu untersuchen, ob nicht andere oxydierend wirkende Stoffe das Permanganat ersetzen könnten. Von dem Chlor ist ja längst bekannt, dass es das „Lignin“ in der verholzten Faser zerstört und letztere allmählich wie Manganat und Salzsäure in reine Zellulose überführt. Es war aber doch zu untersuchen, ob man nicht bei mässiger Einwirkung von Chlor eine Zwischenstufe in der Oxydation erhalten könne, welche der bei der Manganatreaktion entspricht. Um dies zu untersuchen, wurden Holzstücke von Tilia parvifolia, Quercus pedunculata, Alnus glutinosa, in der Dicke eines Streichholzes in sehr verdünntes Chlorwasser gelegt und nun die täglich fortschreitende Einwirkung desselben auf die Holzfasern untersucht. Stets war die Grenze dieser Einwirkung scharf zu ziehen. Der äussere Holzteil zeigte weder auf Zusatz von Ammoniak, noch auf Zusatz von Salzsäure und Ammoniak, noch auch auf Zusatz des Wiesnerschen Reagenzes, Rotfärbung, er zeigte überhaupt keine Holz-, sondern nur noch Zellulosereaktion,

während am inneren Teil keinerlei Einwirkung des Chlors wahrzunehmen war. So war also durch Chlor das Manganat nicht zu ersetzen. Ebensowenig hatten andere oxydierende Stoffe wie Wasserstoffsuperoxyd, Salpetersäure, Kaliumdichromat, Chromsäure, einen ähnlichen Erfolg wie das Manganat. Auch konnte die Salzsäure durch keine andere Mineralsäure ersetzt werden. Dagegen konnte das Ammoniak durch Kali- oder Natronlauge ersetzt werden. Die Stärke der Färbung war von der Konzentration der Lauge abhängig. Die Farbennüance war bei Anwendung von Ammoniakdämpfen oder konzentrierter Kalilauge unter sonst gleichen Umständen meist etwas verschieden.

Die Manganatreaktion, angewendet auf trockene Hölzer, Zweige und grüne Stengel.

Um zu entscheiden, ob das im vorigen Abschnitt geschilderte Verhalten verholzter Membranen, das zuerst bei Tilia parvifolia u. a. konstatiert wurde, allgemeiner Natur sei, d. h. ob man es hier wirklich mit einer Reaktion auf verholzte Membranen überhaupt zu thun habe, habe ich eine grosse Zahl von trockenen, lange gelagerten Hölzern untersucht, zu welchem Zwecke ich die Sammlung von Nutzhölzern der Höheren Handelsschule Stuttgart verwendete. Dieselbe enthielt folgende Holzarten:

Coniferae: Abies alba Mill.
Picea vulgaris Lk.
Pinus silvestris L.
Cedrus Libani Loud.

Salicaceae: Populus alba L.

Cupuliferae: Betula alba L.
Alnus glutinosa Gaertn
Fagus. silvatica L.
Carpinus Betulus L.
Quercus pedunculata Ehrh.

Juglandaceae: Juglans regia L.
Juglans nigra L.

Tiliaceae: Tilia parvifolia Ehrh.
Rutaceae: Citrus Limonum Risso.
Meliaceae: Swietina Mahagoni L.
Cedrela spec.
Aceraceae: Acer campestre L. Acer saccharinum L.
Platanaceae: Platanus spec.
Rosaceae: Rosa canina L.
Pirus communis L.
Pirus malus L.
Oleaceae: Fraxinus excelsior L.
Syringa vulgaris L.
Olea europaea L.

Bei allen diesen Hölzern trat nach 5—10 Minuten langer Einwirkung der normalen Permanganatlösung die Rotfärbung ein.

Ausser diesen Hölzern kamen auch noch eine Anzahl weiterer Objekte zur Untersuchung, welche, wo nicht anders bemerkt, der lebenden Pflanze entnommen und frisch untersucht wurden. Zum Vergleich unterwarf ich dieselben Objekte auch der Einwirkung von Phlorogluzin-Salzsäure. Letzteres wurde aus der grossen Zahl der seitherigen Ligninreagenzien deshalb ausgewählt, weil die damit erzielte Färbung sehr charakteristisch ist, und weil Phlorogluzin- und Manganatreaktion sich leicht nach einander am gleichen Objekt vornehmen lassen; man kann auch bei Ausführung der Manganat-Reaktion statt Salzsäure Phlor.-Salzsäure nehmen. In manchen wichtigen Fällen habe ich auch noch die Heglersche Thallinsulfat-Reaktion oder die Färbung mit Anilinsulfat vorgenommen. Das Ergebnis ist in folgender Übersicht zusammengestellt, wobei Mn. und Phl. abgekürzte Bezeichnungen für die Manganat-, bezw. Phlorgluzin-Salzsäure-Reaktion sind.

Pteridophyten.

Filicinae: Dicksonia Barometz, Blattstiel (Herbarmaterial).

Phl. Mn. { Gefärbt erscheinen: die Gefässstränge, der äussere Sklerenchymfaserirng, sowie die, die Gefässbündel begleitende parenchymatische Zellschicht (letztere nur schwach gefärbt).

Filicinae: Polypodium vulgare L., Rhizom (Herbarmaterial).

Phl. | Mn. } Gefärbt erscheinen: die Xylemstränge und der Sklerenchymring.

Equisetinae: Equisetum limosum L., fertiler Halm (Alkoholmaterial).

Phl. | Mn. } Es ist nichts gefärbt als die dünnen Spiralgefässtracheiden, auch diese nur sehr schwach, etwas deutlicher die Verdickungsringe derselben.

Selaginellaceae: Selaginella caesia, Stengel.

Phl. | Mn. } Gefärbt erscheinen die Xylemstränge und der sklerenchymatische Teil des Parenchyms.

Die Manganatreaktion zeigt eine ziemlich grössere Breite des Sklerenchymrings an als die Phl.-Reaktion.

Gymnospermen.

Coniferae: Abies subalpina, 1jähriger Zweig.

Phl. | Mn. } Es färbt sich der Holzkörper, das Mark, gewisse Schichten des Korks, sowie einzelne parenchymatische Zellen der Rinde.

„ Abies balsamea L., mehrjähriger Zweig, trockenes Material.

Phl. | Mn. } Gefärbt erscheint der Holzkörper, das Mark und die Bastbündel.

„ Picea orientalis Lk., mehrjähriger Zweig, trockenes Material.

Phl. Es färbt sich der Holzkörper, das Mark nur schwach, gewisse Schichten des Korks.

Mn. Es färbt sich der Holzkörper und die Korkschichten.

„ Pinus Mughus Scop., Schnitte durch die Nadel; trockenes Material.

Phl. Es färben sich der Holzteil und das Verbindungsgewebe des doppelten Gefässbündels, ebenso die Verdickungsschichten der Epidermiszellen auf der nach innen liegenden Seite. Schwach färben

sich ausserdem noch die Mesophyllwände und die in das Innere der Mesophyllzellen einspringenden Zapfen.

Mn. Die Färbung wie oben mit Ausnahme der parenchymatischen Mesophyllwände und der Zapfen, welche nicht gefärbt werden konnten.

Coniferae: Juniperus communis L., 2jähriger Zweig, trockenes Material.

Phl. Mn. Es färbten sich ausser dem Holzkörper und den Bastbündeln noch gewisse, parallel zu den Bastbündeln sich hinziehende parenchymatische Zellkomplexe.

„ Taxus baccata L., mehrjähriger Zweig.

Phl. Mn. Holz, Bast und Mark erscheinen gefärbt.

Monokotyledonen.

Palmae: Chamaerops humilis L., Blattstiel.

Phl. Mn. Es färben sich die gesamten Gefässbündel mit Ausnahme des Siebteils.

Während aber mit Phl. die Xylemteile sich am intensivsten färbten, zeigte sich durch Mn. die Sklerenchymscheide am stärksten gefärbt.

Gramineae: Zea Mays L., Stengel; Herbarmaterial.

Phl. Mn. Die Gefässbündel mit Ausnahme des Weichbasts sind gefärbt.

Liliaceae: Hyacinthus orientalis L., Blütenschaft.

Phl. Mn. Die Spiralgefässe sind gefärbt.

Dikotyledonen.

Salicaceae: Salix viminalis L., 2jähriger Zweig.

Phl. Es färben sich Holzkörper und Bast, das Mark sehr schwach.

Mn. Holzkörper, Bast und Mark färben sich gleich intensiv.

Cupuliferae: Fagus silvatica L., 1jähriger Zweig.

Phl. Mn. Intensiv gefärbt ist das Holz und die zahlreichen Bastbündel, während das Mark nur wenig gefärbt ist.

„ Fagus silvatica L., mehrjähriger Zweig.

Phl. Mn. Holz und Bast wie oben; im Mark finden sich zahlreiche kleinere Elemente, die ebenso stark gefärbt sind wie das Holz.

Moraceae: Galactodendron utile Kth., Blattstiel.

Phl. Die Gefässe färben sich sehr stark, weniger die Holzfasern; die Bastbündel färben sich äusserst wenig. Ferner färben sich zahlreiche sklerenchymatische Elemente im Collenchym.

Mn. Gefässe und Holzfasern färben sich gleich stark, ebenso auch die Bastbündel. Die sich färbenden Elemente im Collenchym sind zahlreicher als bei der Phl.-Reaktion.

Lauraceae: Laurus nobilis L., Blattstiel.

Phl. Mn. Gefärbt erscheint der Xylemteil des Gefässbündelstrangs; die stark kutikularisierte Epidermis ist nicht gefärbt.

Nymphaeaceae: Nymphaea alba L., Stengel; Alkoholmaterial.

Phl. Mn. Die engen Spiraltracheiden färben sich nur wenig, sehr stark aber die in die Intercellularräume ragenden Idioblasten.

Ranunculaceae: Helleborus niger L., Infloreszenzachse.

Phl. Mn. Gefärbt sind nur die wenigen, engen Spiralgefässe.

Rosaceae: Rosa canina L., 2jähriger Zweig.

Phl. Mn. Gefärbt ist der Holzkörper, die zahlreichen Bastfasern und das Mark, namentlich die kleineren Elemente des letzteren.

Papilionaceae: Robinia Pseudacacia L., 3jähriger Zweig.

Phl. Mn. Holz, Bastbündel und Mark sind gefärbt.

Aquifoliaceae: Ilex Aquifolium L., 3jähr. Zweig.

Phl. Mn. { Gefärbt ist der Holzkörper, der breite Bastgürtel und der Kork.

Die Färbung mit Mn. ist wesentlich intensiver als die mit Phl.

Buxaceae: Buxus sempervirens L., 1jähriger Zweig.

Mn. Phl. { Der Holzkörper und das aus kleinen parenchymatischen Zellen bestehende Mark färben sich gleich intensiv; ebenso färben sich die 4 Bastbündel.

Vitaceae: Ampelopsis quinquefolia R. Sch., 2jähr. Zweig.

Phl. Mn. { Gefärbt sind Holzteil, Bast und Kork.

Araliaceae: Hedera Helix L., 1jähr. Zweig.

Phl. Mn. { Gefärbt ist der Holzteil mit Ausnahme der Harzzellen, sowie der Bast.

Ericaceae: Rhododendron spec., 1jähriger Zweig.

Phl. Mn. { Holz- und Bastbündel sind gefärbt, ebenso die aus kleinen Elementen bestehende Hauptmasse des Marks. Der Kork ist nur sehr wenig gefärbt.

Apocynaceae: Vinca minor L., Stengel.

Phl. Mn. { Gefärbt ist der Holzteil des Gefässbündelrings, während Bast und Mark sich nicht färben.

Der Unterschied zwischen der Manganatreaktion und den bisherigen sogenannten Ligninreaktionen.

Die Übersicht im vor. Abschnitt zeigt deutlich, dass zwar in den meisten Fällen die Phlorogluzinreaktion und die Manganatreaktion an denselben Objekten in gleicher Weise eintreten, dass aber in manchen Fällen bei bestimmten Elementen mit Phlorogluzin die Färbung unterbleibt, oder doch nur sehr schwach eintritt, während die Manganateinwirkung eine intensive Färbung hervorruft und umgekehrt. Deutet schon dieser Umstand darauf

hin, dass beiden Reaktionen nicht derselbe Bestandteil der verholzten Membran zu Grunde liegen kann, so wird der Unterschied noch deutlicher, wenn man Hölzer verwendet, welche nach der Methode Seliwanoffs [1]) vorher in eine Lösung von Hydroxylamin gelegt worden waren. Schon Seliwanoff fand, dass derartige Hölzer die Anilinreaktion (also auch die Phlorogluzinreaktion) nicht mehr zeigten und schloss daraus auf die Aldehydnatur der färbbaren Substanz. Wenn auch dieser Schluss, wie Czapek ausführte [2]), noch nicht ganz begründet war, so darf doch jetzt, nachdem eben Czapek diese Substanz thatsächlich in Form eines Aldehyds isoliert hat, angenommen werden, dass das Hydroxylamin seine Aldehyde zerstörende Natur auch im Holz offenbart, dass also das Unterbleiben der Phlorogluzinreaktion in diesem Fall auf eine Zerstörung des Aldehyds zurückzuführen ist und nicht, was ja möglich wäre, auf das Auftreten einer andern Verbindung im Holz, zumal auch in solchem Holz, das lange Zeit zum Auswaschen im Wasser gelegen hatte, und in dem das Hydroxylamin nachträglich wieder durch oxydierende Substanzen zerstört wurde, die Phlorogluzinreaktion nicht wieder eintrat. Bei derartig behandelten Hölzern tritt aber die Manganatreaktion in genau derselben Weise ein, wie beim entsprechenden normalen, nicht mit Hydroxylamin behandelten Holze. Legt man nämlich Schnitte der verschiedensten Hölzer (Tilia, Salix, Rosa, Quercus, Iuglans etc.) etwa ½—1 Stunde in eine ziemlich konzentrierte Lösung von Hydroxylamin und setzt nach längerem Auswaschen so lange verdünnte Kaliumpermanganatlösung zu, bis keine momentane Entfärbung dieser Lösung mehr eintritt, bis also alles Hydroxylamin wieder zerstört ist, so zeigen solche Schnitte selbst nach stundenlangem Liegen in Phlorogluzin-Salzsäure keine Rotfärbung mehr, während die Manganatreaktion in der früher angegebenen Weise leicht auszuführen ist und dieselbe Farbe ergiebt wie bei den normalen Kontrollschnitten. Es ist indessen gar nicht nötig, das Hadromal durch Hydroxylamin zu zerstören. Bei der Ausführung der Manganatreaktion an und für sich wird durch die Einwirkung des Manganats dieser Aldehyd schon von selber zerstört. Bringt man 5—10 Minuten in der Manganatlösung liegende

---

[1]) l. c.

[2]) l. c., p. 150.

Schnitte (Rosa, Fagus, Robinia, Ephedra, Tilia u. a.) statt in reine Salzsäure in konzentrierte Phlorogluzin-Salzsäure, welche normales Holz fast momentan rot färbt, so werden die Schnitte gar nicht, oder doch nur schwach gefärbt. Bei längerer Einwirkung des Manganats zeigen die Schnitte nicht die geringste Spur der Hadromal-Reaktion mehr. Diese Schnitte zeigen aber auf Zusatz von Ammoniak noch sehr intensive Rotfärbung (das vorher einwirkende Phlorogluzin ist ohne Einfluss auf die Manganatreaktion). So geht die Vorbereitung des Schnittes für die Manganat-Reaktion mit der Zerstörung des Hadromals Hand in Hand; tritt die Phlorogluzinreaktion deutlich ein, so unterbleibt die Manganatreaktion, und umgekehrt erreicht letztere meist ein Maximum, wenn alles Hadromal zerstört ist. Bei Schnitten von ungleicher Dicke kann man durch abwechselndes Zusetzen von Phlor.-Salzsäure oder von Ammoniak bald die eine, bald die andere Reaktion hervorrufen. Aber diese Beziehung zwischen dem Hadromal und der Manganatreaktion ist nicht so zu verstehen, als sei etwa ein Zersetzungsprodukt des ersteren Ursache der Reaktion. Dagegen spricht schon der Umstand, dass bei den mit Hydroxylamin behandelten Objekten, ferner bei solchen, welche, wie die Bastbündel im Blattstiel von Galactodendron utile, kein oder wenig Hadromal enthalten, trotzdem die Manganatreaktion intensiv sich zeigt. Asa foetida, sowie das Wundgummi, von welch letzterem Molisch [1]) angenommen hat, dass es den mit Phlorogluzin-Salzsäure färbbaren Holzbestandteil ebenfalls enthält, zeigen die Rotfärbung nach Einwirkung der Manganatlösung nicht.

Die Dauer der Einwirkung der Permanganatlösung.

Die Dauer der Einwirkung der Manganatlösung, welche nötig ist, um bei den verschiedenartigen verholzten Elementen die Rotfärbung hervorzurufen, ist der Natur der Objekte nach verschieden. Auch bei einem und demselben Schnitt ist für verschiedene Elemente die Dauer der günstigsten Einwirkung verschieden. Bei kurzer

---

[1]) Molisch, Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze. Sitzber. der K. Akad. der Wiss. zu Wien. Math. Nat. Cl. Bd. 97, I, p. 150.

Einwirkung ist in der Regel das Frühjahrsholz zuerst gefärbt, während das Herbstholz noch eine gelbliche Farbe zeigt. Allmählich verbreitet sich die Färbung auch über letzteres und erreicht nach einiger Zeit ein Maximum, das mehr oder weniger lange andauert. Bei noch längerer Einwirkung des Manganats geht die Färbung an manchen Stellen ins Bräunliche über (namentlich beim Koniferenholz). Hierauf lösen sich die gefärbten Stoffe in der Ammoniakflüssigkeit auf, so dass letztere rot gefärbt, die Membranen aber ziemlich entfärbt erscheinen. Am frühesten tritt diese Entfärbung in den sekundären Verdickungsschichten der verholzten Membranen, am spätesten (Rosa, Quercus, Iuglans, Ilex) in den Markstrahlen ein.

Obwohl nun die Dauer der einzelnen Phasen natürlich auch von der Dicke der Schnitte abhängt, so werden doch einige Zahlenangaben in dieser Hinsicht, die sich sämtlich auf Schnitte von gewöhnlicher Dicke beziehen, nicht unangebracht sein.

Bei Selaginella caesia färbt sich zuerst der äussere Sklerenchymring nach ¼stündiger Einwirkung; etwas später, nach 2 bis 5 Minuten, färben sich auch die Gefässtracheiden. Die Färbung der letzteren geht bei längerer Einwirkung ins Bräunliche über, während der Sklerenchymring noch lange seine rote Farbe behält. Letzterer ist nach 3stündiger Einwirkung der Lösung noch rot gefärbt.

Ein ganz besonderes Verhalten zeigen die Koniferen. Anfangs, bei Anwendung von heisser Manganatlösung, war es mir überhaupt nicht möglich, eine Rotfärbung zu erzielen, so dass es schien, als mache das Koniferenholz in Bezug auf die Manganatreaktion eine Ausnahme. Bei kürzerer Einwirkung von kalter Lösung zeigte sich indessen die Färbung auch bei diesen Objekten, wenn auch nicht in so hervorragender Weise wie bei den Angiospermen. Die Koniferen zeigen auch insofern ein abweichendes Verhalten andern Hölzern gegenüber, als die Zerstörung des Hadromals in den Membranen sowohl durch Hydroxylamin als durch Kaliumpermanganat ungleich langsamer erfolgt. Schnitte von Abies balsamea, Abies subalpina zeigten nach ¾stündigem Liegen in einer ziemlich konzentrierten Hydroxylaminlösung die Färbung mit Phlorogluzin-Salzsäure noch deutlich, wenn auch schwach, während Schnitte von Tilia parvifolia, Salix viminalis schon nach

1/4 stündigem Liegen in derselben Lösung keine Spur von Färbung mehr zeigten. Ebenso war bei der Behandlung mit Normal-Manganat nach 1/2 stündiger Einwirkung das Hadromal in den Koniferen noch deutlich nachzuweisen. Der Harzgehalt des Koniferenholzes, von dem man vielleicht eine Verhinderung des Eindringens der Lösung vermuten könnte, ist hiebei nicht von grosser Bedeutung, denn Schnitte von Abies balsamea zeigten nach 2 stündiger Behandlung mit heissem Alkohol kaum ein anderes Verhalten. Auch das Verhalten der harzfreien Konifere war durchaus dem anderer Koniferen entsprechend.

Der Verlauf der Manganatreaktion bei einigen Koniferenhölzern (meist 1—3jährigen Zweigen) welche mir in dieser Hinsicht typisch, zu sein scheinen, zeigt die kleine Tabelle auf Seite 182.

Das Maximum der Färbung tritt also zwischen 6 bis 10 Min. ein; im übrigen ist das Koniferenholz dadurch charakterisiert, dass bald nach dem Überschreiten des Maximums die Schnitte zwar sich noch färben, dass aber die Farbe rapid gelöst wird, so dass es sich empfiehlt, erst unter dem Mikroskop den Ammoniakzusatz vorzunehmen. Man sieht dann, genügende Einwirkung des Manganats vorausgesetzt, wie zuerst das Frühjahrsholz sich färbt, wie die intensive Färbung nach und nach auch auf das Herbstholz übergeht, während aber meist gleichzeitig im Frühjahrsholz wieder Entfärbung eintritt. Es ist somit nicht gerade leicht für einen bestimmten Schnitt die Dauer derjenigen Einwirkung zu treffen, die eine durchaus gleichmässige Färbung liefert.

Für monokotyle und dikotyle Hölzer ist die Dauer des Maximums der Färbung beträchtlich grösser, so dass es fast unmöglich ist, die Reaktion zu verfehlen. Die Färbung zeigt sich bei manchen Hölzern (Ampelopsis, Salix etc.) schon nach einer drei Minuten langen Einwirkung des Manganats. Bei anderen, namentlich harten Hölzern (Fagus, Ilex, Quercus) ist eine etwas längere (5—6 Min.) Einwirkung nötig. Nach ungefähr 10 Minuten ca. beginnt das Maximum, das nun längere Zeit andauert: bei Ampelopsis, Hedera, Acacia z. B. über 1/2 Stunde, bei Alnus, Rosa, Ilex, Quercus über 1 Stunde. Nach 1 1/2 Stunden löst sich die gefärbte Substanz in den sekundären (Verdickungs)Schichten der verholzten Membranen bei Fagus und Alnus auf, bei Ilex noch nicht. Nach zweistündiger Einwirkung löst sich bei Fagus die

Einwirkung d. Manganats	auf: Abies subalpina.	Picea orientalis.	Taxus baccata.	Abies balsamea.
2 Minuten	keine Färbung.	keine Färbung.	Frühjahrsholz schwach gefärbt.	Frühjahrsholz schwach gefärbt.
4 „	Frühjahrsholz deutlich, Herbstholz schwach gef.	Frühjahrsholz schwach gefärbt.	Alles Holz deutlich gefärbt.	Frühjahrsholz gefärbt.
6 „	Alles Holz samt Mark und Kork gef.	Frühjahrsholz deutlich gefärbt.	Maximum d. Färbung.	Auch das Herbstholz schwach gefärbt.
8 „	Maximum schon überschritten.	Auch Herbstholz beginnt sich zu färben.	Braunfärbung.	Herbstholz gefärbt.
10 „	Deutliche Braunfärb.	Maximum d. Färbung.	Beginnende Entfärbung.	Maximum d. Färbung.
15 „	Schnitt fast ganz entfärbt.	Entfärbung im Frühjahrsholz.	Entfärbung.	Frühjahrsholz entfärbt. Herbstholz noch deutlich gefärbt.

Farbe auf dem ganzen Schnitt, mit Ausnahme der Markstrahlen, bei Ilex tritt kaum Entfärbung ein. Bei weiterer Einwirkung des Manganats werden die Schnitte sehr spröde und zerbröckeln leicht, doch zeigte sich Ilex nach vierstündiger Einwirkung intensiv gefärbt. Ebenso waren Quercus, Iuglans nach dieser Zeit noch gefärbt, die gefärbte Substanz war aber leicht löslich. Auch in diesen Fällen erhielt sie sich am längsten in den Markstrahlen.

Das merkwürdige Verhalten des Koniferenholzes gegenüber der Einwirkung von Kaliumpermanganat legt die Annahme nahe, dass dieses Holz einen wesentlich geringeren Prozentsatz von der, durch die Manganatreaktion färbbaren Substanz enthalte als angiosperme Hölzer. Da, wie Czapek (l. c., p. 144) im Anschluss an Tollens und Wheeler anführt, das Koniferenholz auffallend wenig von dem durch Natronlauge in Lösung gehenden Xylan enthält, so erschien es von Interesse, auch auf solches, vom Xylan durch Kochen in Natronlauge befreites Holz die Manganatreaktion anzuwenden. Es wurden zu diesem Zweck kleine Zweigstücke von Rosa, Ligustrum, Ribes, Abies in einer Lösung von 15 gr Na_2O auf 150 ccm Wasser bis zu 3 Stunden erhitzt und von Zeit zu Zeit an Schnitten durch die Zweigenden die Manganat-Reaktion vorgenommen. Eine Abnahme der Intensität der Färbung trat nicht ein, und obgleich gegen den Schluss des Versuchs bereits die Membranen stark zu verquellen begannen, war der einzige Unterschied zwischen den mit heisser $NaOH$ behandelten und normalen Membranen nur eine geringe Löslichkeit der gefärbten Substanz in den verquellenden Membranen.

Das Verhalten der verholzten Membran zu Kupferoxydammoniak und Chlorzinkjod nach der Manganatreaktion.

Nach den Ergebnissen Czapeks[1]) bildet das Hadromal nur einen sehr geringen Prozentsatz der Trockensubstanz des Holzes. Es ist daher a priori nicht wahrscheinlich, dass wir in dieser Substanz wirklich das hypothetische Lignin, den verholzenden Stoff vor uns sehen. Das folgt auch ganz klar aus dem Verhalten der mit Hydroxylamin- oder (kurze Zeit) mit Manganatlösung behandelten Holzfaser, in welcher das Hadromal als zerstört anzu-

[1]) l. c., p. 165.

nehmen ist, und welche trotzdem sich in Kupferoxydammoniak nicht löst und mit Chlorzinkjod gelb färbt. Auch bei Galactodendron utile ist der Hadromalgehalt in den Bastbündeln so minimal, dass, wie wir gesehen haben, die Phlorogluzinreaktion kaum eintritt; trotzdem ist die Membran ihrem Verhalten nach als verholzt anzusehen, im Gegensatz z. B. zu den Bastbündeln bei Vinca, welche durch ihre leichte Löslichkeit in Kupferoxydammoniak das Nichteintreten der Holzreaktionen rechtfertigen. So müssen wir im Hadromal einen zwar ständigen Begleiter der verholzten Substanz ansehen, ohne dass aber diesem Stoff die verholzende Wirkung zuzuschreiben ist. Czapek erwähnt zwar [1]), dass das mit Zinnchlorür extrahierte Holz sich mit Chlorzinkjod violett färbt und an Kupferoxydammoniak lösliche Substanz abgiebt; indessen ist hierin, ganz abgesehen davon, dass Zellulose durch letzteres Mittel ganz in Lösung geht, kein Beweis für die Ligninnatur des Hadromals zu erblicken, da durch die Behandlung mit kochender Zinnchlorürlösung auch noch andere Stoffe als das Hadromal extrahiert worden sein können. Czapek selber, der seine Untersuchung betitelt hat: „Über die sogenannten Ligninreaktionen" — dürfte derselben Ansicht sein.

Wenn nun im Hadromal das hypothetische Lignin nicht zu erblicken ist, so erhebt sich die Frage, ob vielleicht die durch die Manganatreaktion färbbare Substanz als dieses Lignin oder ein Derivat desselben betrachtet werden darf. Dass man es hier nicht mehr mit der ursprünglichen Substanz zu thun hat, ist nach dem ziemlich starken Eingriff mit Manganat und Salzsäure selbstverständlich. Diese Einwirkung hat nun allerdings ein allmähliches Überführen der verholzten Membran in Zellulose zur Folge. Sowie die Reaktion ihr Maximum erreicht hat, beginnt eine Verquellung der Membran in Kupferoxydammoniak.

Hat die Einwirkung des Manganats so lange gedauert, dass die färbbare Substanz sich ganz löst, so erfolgt nach Zusatz von Chlorzinkjod sofortige Dunkelblaufärbung, so dass kein Zweifel über den Zellulosecharakter herrschen kann. Allein lange vorher schon, noch ehe eine Spur der gefärbten Substanz sich löst, ist die Holzmembran vollständig in Kupferoxydammoniak löslich. Das ist nicht nur bei den dikotylen Hölzern der Fall, bei denen eine

[1]) l. c., p. 165.

immerhin längere Einwirkung des Manganats nötig ist, sondern auch bei den Koniferen, bei denen schon eine 10—15 Minuten andauernde Einwirkung genügt, um die färbbare Substanz in Lösung zu bringen und die Membran in Zellulose überzuführen. So ist allgemein mit Abnahme der Färbung eine Zunahme des Zellulosecharakters der Membran zu konstatieren. Allein diese Thatsache genügt noch lange nicht, auf die Natur der durch die Manganatreaktion färbbaren Substanz einen Schluss zu ziehen. Dass dies bis jetzt nicht möglich ist, wird niemand wundern, der bedenkt, dass seit der Entdeckung der Phlorogluzinreaktion durch Wiesner mehr als zwei Jahrzehnte verflossen sind, bis der diese Reaktion bedingende Stoff durch Czapek wirklich dargestellt wurde.

Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln.

Von

Bohumil Němec.

Die bekannten, zuerst von Ciesielski und Darwin ausgeführten Versuche, welche beweisen, dass eine ihrer Spitze beraubte Wurzel transitorisch keiner geotropischen Reizung fähig ist, haben von Rothert[1]) eine kritische Diskussion erfahren, aus welcher hervorgeht, „dass geköpfte Wurzeln darum sich nicht geotropisch krümmen, weil ihre geotropische Empfindlichkeit durch die Operation aufgehoben worden ist." In analoger Weise deutet Rothert auch seine Versuche mit Graskeimlingen[2]), wo sich ebenfalls gezeigt hat, dass die Dekapitation der Keimlinge (eigentlich der Coleoptile) nicht bloss ihr Wachstum modifiziert, sondern auch ihre Empfindlichkeit gegen äussere Reizursachen aufheben kann. Dies wurde sowohl für die heliotropische als auch die geotropische Empfindlichkeit nachgewiesen. Dass es sich um die Aufhebung der Empfindlichkeit und nicht der Reaktionsfähigkeit handelt, wird daraus geschlossen, dass die Wurzeln (nach Ciesielski, Darwin und Brunchhorst) eine ihnen vor der Verletzung induzierte Reizkrümmung auch nach der Dekapitation als Nachwirkungskrümmung ausführen, was nach Rotherts Versuchen auch für die Graskeimlinge gilt. Von weiteren Angaben seien diejenigen von Czapek[3])

---

[1]) Rothert, W., Die Streitfrage über die Funktion der Wurzelspitze. Flora, 1894. Ergbd.

[2]) Rothert, W., Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 7.

[3]) Czapek, F., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, 1898, p. 202, 203.

angeführt. Auch dieser Forscher findet, „dass trotz Erhaltenbleibens sensibler Gewebe an Keimwurzeln eine bestimmte Zeit hindurch nach einer Verwundung der Spitze keine geotropische Reizung einen Effekt hat, weil die sensible Zone einen Shock erlitten hat und unempfindlich geworden ist. — — Diese also etwa einen Tag lang währende Unfähigkeit zur geotropischen Krümmung beruht nun nicht etwa auf einer motorischen Läsion. Das zeigen ohne weiteres Versuche, in denen man die Wurzeln erst geotropisch reizt und dann operiert; sie krümmen sich vollkommen normal geotropisch. Es muss vielmehr der Aufnahmeapparat, die Sensibilität des Organes durch den Shock der Verwundung beeinträchtigt worden sein, so dass das Organ eine Zeit hindurch für geotropische Reizung unempfänglich geworden ist. Die Impressibilität des sensiblen Apparates wird demnach durch Wundreiz herabgesetzt.„

Hingegen führt derselbe Forscher auch einen Fall an [1]), wo sich darauf schliessen lässt, dass auch die Reaktionsfähigkeit der Wurzel durch den Wundreiz aufgehoben werden kann. Es betrifft die Keimwurzeln von Lupinus albus, welche geotropisch gereizt und geköpft (um 1 · 5 mm) keine Nachwirkungskrümmung aufwiesen, obzwar eine solche bei Fabawurzeln (grosssamige Varietät) sicher nachgewiesen werden konnte. Diese Angaben sind deshalb wichtig, weil sie beweisen, dass der Wundreiz nicht bei allen Pflanzenarten dieselben Folgen haben muss. Rothert hat für seine Objekte (Graskeimlinge) nachgewiesen, dass durch die Verwundung (eigentlich Dekapitierung) ihre Empfindlichkeit aufgehoben wird. Ähnliches nimmt er auch für die Wurzeln an.

Ich habe mich im vorigen Jahre mit der Frage, ob es denn wirklich immer die Empfindlichkeit ist, welche durch den Wundreiz in der Wurzel aufgehoben wird, eingehender beschäftigt und will hier meine Resultate auseinandersetzen, wobei ich auch, soweit nötig, einige meiner Versuche ausführlicher beschreiben werde. Doch muss ich schon jetzt bemerken, dass alle meine Erfahrungen dafür sprechen, dass ähnlich, wie das nach Czapek für Lupinus gilt, auch bei meinen Objekten nicht in erster Reihe die Empfin-

---

[1]) Czapek, F., Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 27, 1895, p. 252 ff.

lichkeit gegen einen äusseren Reiz, sondern die Reaktionsfähigkeit selbst durch den Wundreiz aufgehoben werden kann.[1])

Weiter musste sich die Fragestellung selbst aus dem Grunde verändern, weil ich zur Ansicht gekommen bin, dass die typischen Wurzeln den Schwerkraftreiz in der Haube perzipieren, so dass man, wenn die Haube abgeschnitten wird, überhaupt nicht mit Perzeptionsfähigkeit (Empfindlichkeit) so lange rechnen muss, bis sich wieder die Perzeption vermittelnden Zellen regeneriert haben, was ziemlich leicht festzustellen ist. Es bleibt also in den Fällen, wo die Wurzel durch Entfernung der Haube samt den die Perzeption des Schwerkraftreizes ermöglichenden Zellen verwundet wurde, nur noch die Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit übrig. Es ist daher die ganze Diskussion viel einfacher, als z. B. bei der Plumula der Graskeimlinge, wo es eigentlich nicht möglich ist, durch einen Schnitt alle perzeptionsfähigen Zellen zu entfernen, ohne auch den grösseren Teil der reagierenden Zone abzutrennen. Ausserdem ist es bei typischen Wurzeln sehr leicht, die Haube als solche zu erkennen und abzuschneiden.

Rothert hat in seiner schon angeführten Arbeit „Über Heliotropismus“ nachgewiesen, dass man bei den durch äussere Reizursachen aufgelösten Vorgängen die Empfindlichkeit, die Reizbarkeit und die Reaktionsfähigkeit als differente Eigenschaften des Protoplasmas unterscheiden muss. Die geotropische Empfindlichkeit muss jedoch, wenn meine[2]) und Haberlandts[3]) Angaben richtig sind, in mehrere Faktoren zerlegt werden, von welchen der erste das Vorhandensein von spezifisch schwereren (oder leichteren?) Körperchen in einem dünnflüssigen Protoplasma ist, der zweite die eigentliche Empfindlichkeit (s. Str.) der äusseren Plasmahaut für einen durch die spezifisch schwereren (oder leichteren?) Körperchen ausgeübten Druck. Wenn nun einer dieser Faktoren fehlt, so erscheint das Organ geotropisch unempfindlich, es mag

---

[1]) Ich habe daher in meiner Arbeit „Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen“, Jena 1901, auf Grund meiner Erfahrungen als Folge der Verletzung der Wurzeln die Sistierung der Reaktionsfähigkeit angeführt, was ich hier, um Missverständnissen vorzubeugen, bemerke.

[2]) Němec, B., Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. deutschen botan. Ges., 1900.

[3]) Haberlandt, G., Ueber die Perception des geotropischen Reizes. Ibidem.

im Speziellen die äussere Plasmahaut für den Druck unempfindlich sein, oder es mögen die den Druck erzeugenden Körperchen fehlen. Wenn man die Wurzel verwundet, so vermag sie nach der bisherigen Meinung transitorisch nicht den Schwerkraftreiz zu perzipieren, sie ist unempfindlich. Jedoch kann diese Unempfindlichkeit sowohl in dem Fehlen der den Druck erzeugenden Körperchen als auch in der Unempfindlichkeit der Plasmahäute gegen eventuellen Druck begründet sein, oder wird dies nur durch den ersten Faktor bedingt, die Wurzel besitzt nämlich keine druckerzeugende Körperchen, ob zwar die Häute gegen einen eventuell vorhandenen Druck empfindlich wären. Es ist nämlich nicht ausgeschlossen, dass auch die Plasmahäute der die Wurzel selbst ausbildenden Zellen gegen Druck empfindlich sind, da hier jedoch wegen den abweichenden physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas die eventuell vorhandenen Stärkekörner (oder überhaupt spezifisch schwerere Körperchen) keinen Druck auf die Plasmahäute unter normalen Verhältnissen erzeugen, kommt diese Empfindlichkeit nicht zum Vorschein. Wird die Wurzel der Haube beraubt, so verliert sie gleichzeitig die einzigen Zellen, wo durch spezifisch schwerere Körperchen Druck auf die Plasmahäute ausgeübt werden kann (unter normalen Umständen, wo die Massenbeschleunigung gleich 981 (cm sec $^{-2}$) ist) und sie wird daher unempfindlich. Ob jedoch die übrig gebliebenen Plasmahäute unempfindlich sind, das lässt sich durch geotropische Versuche nicht beweisen. Man müsste auf die Wurzeln eine grössere Kraft einwirken lassen, wo das Protoplasma die spezifisch schwereren Körperchen nicht mehr zu tragen vermöchte und diese auf die Plasmahäute des Wurzelkörpers Druck ausüben könnten. Es wäre nicht unmöglich, den Druck dieser Körperchen gleich demjenigen zu machen, den unter normalen Verhältnissen die Stärkekörner in der Haube auf die Plasmahäute der perzeptorischen Zellen ausüben, z. B. unter Anwendung der Zentrifugalkraft. Ich selbst habe leider nicht Gelegenheit, solche Versuche auszuführen, möchte jedoch einiger Angaben von Wiesner gedenken, die sich hierher beziehen. Wiesner[1]) berichtet, dass er geköpfte Wurzeln durch Steigerung der normalen Massenbeschleunigung am Zentrifugal-

---

[1]) Wiesner, J., Unters. über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln. Sitzber. d. Kais. Akad. Wien, 1889, Bd. 89.

apparat geotropische Krümmungen ausführen sah. Ob zwar die Richtigkeit dieser Angaben von Brunchhorst[1]) geleugnet wird, darf der positive Erfolg in Wiesners Versuchen nicht ohne Weiteres abgewiesen werden. Er würde beweisen, dass geköpfte (oder überhaupt verwundete Wurzeln) nicht geotropisch d. h. gegen Druck von spezifisch schwereren Körperchen im Zellinneren unempfindlich werden, sondern nur darum nicht gereizt werden, weil die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas unter normalen Umständen keinen solchen Druck zu Stande kommen gewähren.

Die Empfindlichkeit gegen Druck kann in verschiedenen Zellen desselben Organs einen verschieden hohen Grad zeigen und in dieser Beziehung könnte sie mit einer verschieden hohen heliotropischen Empfindlichkeit, da das Licht bei den höheren Pflanzen höchst wahrscheinlich ohne besondere Vorrichtungen perzipiert werden kann, verglichen werden.

Es ist somit nicht vollständig richtig, wenn man eine heliotropische mit einer geotropischen Unempfindlichkeit vergleicht, denn die geotropische Unempfindlichkeit kann z. B. durch das Fehlen der druckerzeugenden Körperchen verursacht sein, also durch einen so zu sagen äusseren Umstand, wogegen die Plasmahäute für den Druck empfindlich sein können. Das ist z. B. höchst wahrscheinlich in Wurzeln der Fall, bei denen in der Haube durch Eingipsen oder Aushungern die Stärkekörner verloren gegangen sind; sicher sind hier die Zellen wenigstens für das Fehlen des Druckes empfindlich.[2]) Und dennoch sind derartige Wurzeln geotropisch unempfindlich, denn es fehlt ein die geotropische Perzeption bedingender Faktor. Wenn jedoch die geotropische Perzeptionsfähigkeit der geotropischen Empfindlichkeit gleich gesetzt wird, so kann man auch in solchen Fällen getrost von geotropischer Unempfindlichkeit sprechen, wenn es sich speziell um diese handelt, denn sie wird eben durch die beiden bezeichneten Faktoren bedingt.

Wie gesagt, wird eine ihrer Haube beraubte Wurzel geotropisch unempfindlich, wenn auch diese Unempfindlichkeit vorübergehend

---

[1]) Brunchhorst, Die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln s. Geotropismus. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889.

[2]) Němec, B., l. c., ausführlichere Arbeit erscheint in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. Daselbst werden auch weitere, das hier behandelte Thema (Wundreiz und Reaktionsfähigkeit) betreffende Versuche ausgeführt.

sit. Diese Unempfindlichkeit wurde jedoch nicht durch den Wundreiz verursacht, sondern einfach dadurch, dass die Verbindung zwischen der motorischen Zone und dem perzeptorischen Apparat unterbrochen wurde. Wie wirkt nun der Wundreiz auf die motorische Zone? Er kann entweder ihre Reizbarkeit aufheben (oder vermindern), das heisst jene Vorgänge unmöglich machen, welche zwischen der Perzeption und der Reaktion liegen, oder er kann die Wurzel der Reaktionsfähigkeit berauben. Nicht unbeachtet darf jedoch gelassen werden, dass er auch die Plasmahäute gegen einen eventuell vorhandenen Druck unempfindlich machen kann, ebenso wie er nach Rotherts Angaben vorübergehend einen sonst heliotropisch empfindlichen Teil der Plumula der Graskeimlinge gegen die Richtung der Lichtstrahlen unempfindlich macht. Doch können wir diese Wirkung des Wundreizes unberücksichtigt lassen, da sie, wie schon hervorgehoben, nur einen Faktor der geotropischen Perzeptionsfähigkeit ausmacht.

Es handelt sich also hauptsächlich um den Einfluss des Wundreizes auf die Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit des eigentlichen Wurzelkörpers, speziell auf seinen wachsenden Endteil. Dass er denselben nicht seiner Reaktionsfähigkeit beraubt, scheint aus den angeführten Angaben von Ciesielski, Darwin, Brunchhorst und Czapek hervorzugehen. Die Reaktionsfähigkeit setzt jedoch die Reizbarkeit voraus, denn obzwar beide auf verschiedenen Eigenschaften des Protoplasmas beruhen und somit different sind, ist a priori einzusehen, dass unter normalen Verhältnissen kein Organ reagiren kann, welches nicht reizbar ist. In unserem Fall handelt es sich jedoch um besondere Verhältnisse. Denn es kann sich die Wurzel noch krümmen, d. h. reagieren, obzwar ihr Plasma nicht mehr reizbar ist und zwar dann, wenn die aus der Haube zugeleiteten Erregungszustände schon die „Reizkette“ bis eben zu der Reaktion durchgelaufen haben, so dass eben die die Reaktion einleitenden Vorgänge beginnen, wenn die Reizbarkeit erlischt. Dass dies nicht undenkbar ist, beweist der Umstand, dass nach den Angaben von Noll, Kohl, Mac Dougal u. s. w. die Reaktion selbst eine komplexe Erscheinung ist.

Es ist klar, dass man noch am ehesten den Einfluss des Wundreizes auf die Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit der Wurzeln erkennen wird, wenn man geotropisch gereizte Wurzeln verwunden

und an ihnen die Einwirkung des traumatischen Reizes untersuchen wird. Denn ungereizte und verwundete Wurzeln werden schon aus dem Grunde nicht benutzt werden können, weil sie, wenn die ganze Haube durch die Verwundung entfernt wird, so wie so nicht reagieren werden (ehe sich nicht neue perzeptionsfähige Zellen bilden), und wenn sie verwundet werden, ohne dass dadurch auch die perzeptionsfähigen Zellen entfernt sind, wird die Sorte durch die eventuell noch vorhandene Empfindlichkeit kompliziert.

Aus diesen Gründen habe ich die meisten Versuche mit geotropisch gereizten und nachher verwundeten Wurzeln ausgeführt. Zum Vergleiche werden ungereizte Wurzeln untersucht. Die Versuche zerfallen überhaupt in zwei Gruppen. In der ersten befinden sich diejenigen, wo die Wurzeln der ganzen perzeptionsfähigen Zellgruppe durch die Verwundung beraubt werden, in der zweiten jedoch, wo es sich um eine blosse Verwundung ohne Entfernung der Perzeptionszellen handelt.

Zu den Versuchen wurden Keimwurzeln benutzt. Es wurden möglichst gleichartig entwickelte Samen gewählt, und in Wasser aufgequollen, in Sägespänen keimen gelassen. Sodann wurden normale, gesunde und möglichst gleich entwickelte Wurzeln zu den Versuchen benutzt. Trotzdem zeigten sich nicht unbeträchtliche individuelle Verschiedenheiten in der Reaktion, wie das so oft für die Wurzeln angegeben wurde. Bei den Versuchen selbst wurde eine besondere Sorgfalt geübt, um die Wurzeln nicht welken zu lassen, denn ein ganz kurz andauerndes Welken einer eben reagierenden Wurzel kann die Reaktion vorübergehend sistieren oder beeinträchtigen. Um die Wurzeln möglichst turgeszent zu erhalten, wurden sie auch bei der geotropischen Reizung und nach der Verwundung mit sehr lockeren Sägespänen umgeben. Die Versuche wurden in einem Zimmer ausgeführt, dessen Luft durch zahlreiche hier aufgestellte Aquarien ziemlich feucht war und die Temperatur zwischen 18 und 21° C. schwankte.

Die Messungen wurden in der Weise ausgeführt, dass die Umrisse der geotropisch gekrümmten Wurzeln genau gezeichnet wurden, worauf die neutrale Mittellinie gezogen wurde und zu dieser etwa an der Stelle des Vegetationspunktes oder des transversalen Meristems eine Tangente konstruiert. Wurde die Wurzel ursprünglich horizontal gelegt, so bedeutet die Wurzelachse gleich-

zeitig die Horizontale und durch die Bestimmung der Winkel, welche dieselbe mit der Tangente schliesst (mit Hilfe eines durchsichtigen Winkelmessers) wird die Ablenkung der Wurzelspitzen von der Horizontalen angegeben. Sollten mit normalen Wurzeln solche verglichen werden, denen ein Teil ihrer Spitze abgeschnitten wurde, wurden in beiden Fällen Tangenten zu analogen Punkten der Mittellinie gezogen.

I.

Zunächst seien die Versuche angeführt und discutiert, wo die Wurzeln durch einen Querschnitt ihrer ganzen Haube beraubt wurden. Der Schnitt wurde durch das Transversalmeristem (bei Vicia und Pisum) oder durch den Vegetationspunkt geführt (Cucurbita).

Versuch 1. Vicia faba typ.

1·5—2 cm langen Keimwurzeln von Vicia faba wurde die Haube entfernt und dieselben dann in sehr lockere, feuchte Sägespäne honrizontal gelegt. 48 Stunden nach der Verwundung zeigt eine Wurzel eine deutliche geotropische Krümmung, nach weiteren zwei Stunden sind drei weitere Wurzeln deutlich geotropisch gekrümmt, zwei nutieren unregelmässig.

Der Versuch beweist die bekannte Thatsache, dass die ihrer Spitze (eigentlich in unserem Versuche der Haube) beraubten Wurzeln transitorisch ihre geotropische Reaktionsfähigkeit verlieren. Ob diese direkt oder indirekt durch die Aufhebung der geotropischen Empfindlichkeit (Perzeptionsfähigkeit) verloren gegangen ist, kann der Versuch nicht entscheiden. Rothert[1]) meint, „dass die dekapierten Wurzeln eine Zeit lang ihrer geotropischen Empfindlichkeit beraubt waren.“ Ebenso meint Czapek[2]), „dass das verwundete Organ eine Zeit hindurch für geotropische Reizung unempfänglich geworden ist.“ Nach meiner Ansicht über die Perzeption des Schwerkraftreizes muss eine typische, ihrer Haube beraubte Wurzel wenigstens solange einer geotropischen Perzeption unfähig sein, bis sie neue perzeptorische Zellen gebildet hat. Die mikroskopischen Untersuchungen ihrer Haube beraubter und

[1]) Rothert, W., Die Streitfrage, p. 201.

[2]) Czapek, F., Weitere Untersuchungen, p. 203.

geotropisch gereizter Wurzeln haben dies bestätigt. Hand in Hand mit der Ausbildung neuer perzeptorischer Zellen kehrt — sehr wenige Fälle ausgenommen — die Reaktionsfähigkeit zurück, allerdings nur indirekt dadurch, weil sie bei einer vor der Verwundung nicht gereizten Wurzel durch die Perzeptionsfähigkeit bedingt ist. Somit ist es möglich, dass die Wurzel in unserem Versuche nicht in diesem Sinne geotropisch unempfindlich gemacht wurde, wie es Rothert und Czapek meinte, und dennoch hat das äussere Verhalten der Wurzel eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem Verhalten einer verwundeten Coleoptile, wo es sich nach Rothert sicher um eine transitorische Sistierung der Empfindlichkeit handelt. Ob in diesem Sinne auch die Empfindlichkeit der Plasmahäute der Zellen in der ihrer Haube beraubten Wurzel durch den Wundreiz aufgehoben wird, könnte, wie schon hervorgehoben, durch Anwendung der Zentrifugalkraft entschieden werden. Doch hat es in unseren Versuchen einen gewissen Vorteil, dass unter normaler Massenbeschleunigung durch Schwerkraft mit dieser Empfindlichkeit nicht gerechnet werden muss. Die Empfindlichkeit der Haubenzellen werden wir später mit Hilfe einer anderen Methode zu untersuchen versuchen. Es bleibt jedoch noch die Möglichkeit da, dass die Verwundung vielleicht die Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit der Wurzel direkt affiziert haben, doch wenn dem auch so wäre, dauert diese Affektion kaum so lange, bis sich die perzeptorischen Zellen regeneriert haben, denn die Wurzel perzipiert und reagiert sofort nach der Ausbildung der erwähnten Zellen. Ob die Reaktionsfähigkeit oder Empfindlichkeit jetzt absolut kleiner ist als bei der intakten Wurzel, lässt sich nicht bestimmen.

Versuch 2. Vicia faba typ.

I. 3—4 cm lange Keimwurzeln wurden in lockere feuchte Sägespäne horizontal gelegt, nach 1 Stunde 40 Minuten gezeichnet und gemessen und die Ablenkung der Spitze von der Horizontalen bestimmt (Kolonne A), sodann um 90° um ihre Längsachse gedreht, wiederum in Sägspäne horizontal gelegt und nach 1 Stunde (B), sowie nach einer weiteren Stunde (C) gemessen.[1])

---

[1]) Der Kürze wegen verstehe ich unter Messung die Bestimmung der Ablenkung der Wurzelspitze von der Horizontalen.

A	B	C
43	58	60
41	59	62
38	62	69
37	60	59
37	56	56

II. Ähnliche Wurzeln wurden in Sägespäne horizontal gelegt, nach 1 Stunde 40 Minuten gemessen (A), sodann wurde ihnen die Haube abgeschnitten, die Wurzeln um 90° um ihre Längsachse gedreht, wieder in Sägespäne horizontal gelegt, nach 1 Stunde (B) sowie nach einer weiteren Stunde gemessen (C).

A	B	C
50	49	40
41	46!	35
40	44!	29
39	38	28
36	38!	26

Durch die Umdrehung der geotropisch gereizten Wurzeln um 90° [1]) sollte die Grösse der in der ersten Stellung induzierten geotropischen Reizung ermittelt werden. Thatsächlich hat die ursprüngliche Krümmung bei den unverletzten Wurzeln (I) in der ersten Stunde nach der Drehung bedeutend zugenommen und auch in der zweiten Stunde lässt sich eine, wenn zwar eine kleinere, Zunahme bei vier Wurzeln konstatieren. Hingegen kann man bei Wurzeln, welche der Haube beraubt werden (II) nur bei drei Wurzeln in der ersten Stunde nach der Umdrehung und Verwundung eine recht unbeträchtliche Zunahme der Krümmung beobachten, wogegen in der zweiten Stunde die Krümmung rapide zurückgeht. Und doch wurden beiderlei Wurzeln in gleicher Weise gereizt und der Verwundung ungeachtet, behandelt. Die Zunahme der Krümmung ist ganz sicher als Nachwirkung zu betrachten. Dass geköpfte Wurzeln Nachwirkungskrümmungen ausführen, haben, wie schon angeführt wurde, mehrere Forscher angegeben, ja Czapek sagt, dass sich die zuerst geotropisch gereizten und dann operierten Wurzeln

[1]) Die Methode habe ich in Kohls Arbeit „Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen", Bot. Ztg. 1900, kennen gelernt.

vollkommen normal geotropisch krümmen. Unser Versuch beweist, dass die Nachwirkungskrümmung an operierten Wurzeln viel schwächer ist als diejenige, welche an intakten Wurzeln erscheint. Und weiter will ich bemerken, dass ich überhaupt nur noch in zwei Versuchen eine sichere Nachwirkungskrümmung an ihrer Haube beraubten Wurzeln beobachtet habe. Der eine Versuch wurde eben angeführt, ein anderer wird später mitgeteilt werden. Sonst hat die mit seiner Entfernung der Haube verknüpfte Verwundung zu einer Sistierung der induzierten Krümmung und weiter zu ihrem Rückgang geführt. Zum Beweis seien die nachfolgenden Versuche angeführt.

Versuch 3. Vicia faba typ.

I. 4—4,5 cm lange Wurzeln wurden in feuchten, lockeren Sägespänen horizontal gelegt, nach 1 Stunde 20 Minuten gemessen (A), dann um 90° um ihre Längsachse gedreht, wiederum (in Sägespäne) horizontal gelegt und nach 1 Stunde 15 Minuten wieder gemessen (B), schliesslich nach 15¾ Stunden (C).

A	B	C
57	62	20
40	68	35
38	62	32
34	58	34
33	58	14
30	48	30

II. Ähnliche Wurzeln wurden in Sägespäne horizontal gelegt, nach 1 Stunde 20 Minuten gemessen (A), sodann ihrer Haube beraubt, um 90° um ihre Längsachse gedreht, in Sägespäne gelegt und nach 1 Stunde 15 Minuten (B), schliesslich nach 15¾ Stunden gemessen (C).

A	B	C
45	17	25
43	32	25
37	32	30
30	0	0
29	28	28
27	17	17
27	0	0

III. Ähnliche, 1 Stunde 20 Minuten in horizontaler Lage geotropisch gereizte Wurzeln wurden gemessen (A) und dann in der ursprünglichen Lage weiter horizontal gelegt, nach 1 Stunde 15 Minuten (B) und nach 16 Stunden 35 Minuten gemessen (C).

A	B	C
45	58	89
35	42	80
30	49	85

Versuch 4. Vicia faba typ.

2—3 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespänen horizontal gelegt, nach 5 1/2 Stunden gemessen (A), sodann ihrer Haube beraubt wiederum horizontal gelegt und nach 1 1/2 Stunden (B), 3 Stunden (C), 18 1/2 Stunden (D) gemessen.

A	B	C	D
90	58	47	47
72	35	24	24
67	32	21	14
66	34	27	27
57	45	28	18
52	29	0	17

In diesen Fällen konnte höchstens in den ersten 75 Minuten nach der Verwundung die geotropische Krümmung durch Nachwirkung zugenommen haben, jedoch muss die Zunahme schon wieder aufgehalten haben und zurückgegangen sein, wie der Versuch 3 zeigt. Denn während bei unverletzten Wurzeln während der ersten 75 Minuten nach der Umdrehung die geotropische Krümmung stark zugenommen hat, ist sie bei den ihrer Haube beraubten Wurzeln beträchtlich kleiner geworden, ja bei zwei Wurzeln sogar gänzlich verschwunden. Auch im Versuche 4 hat bei den ihrer Haube beraubten Wurzeln die geotropische Krümmung während der 90 Minuten nach Verwundung stark abgenommen, eine Zunahme äusserte sich erst nach 18 1/2 Stunden bei einer einzigen Wurzel, die kaum eine Nachwirkungskrümmung ist, da die Krümmung bloss bei dieser einzigen Wurzel zugenommen hat. Nun werden wir aus einem später anzuführenden Versuch (9) erfahren, dass auch schon 60 Minuten nach der Ver-

wundung die Krümmung getropisch gereizter Wurzeln kleiner geworden ist, obzwar Wurzeln, denen die Haube nicht entfernt wurde, eine deutliche Nachwirkungszunahme der Krümmung aufweisen (Versuch 3). Da nun in unverletzten Wurzeln durch Nachwirkung die Krümmung auch zwei Stunden nach Aufheben der Reizursache (Versuch 2) zunimmt und da in den der ganzen Haube beraubten Wurzeln nach meiner Auffassung der Hypothese über die Perzeption des Schwerkraftreizes die Empfindlichkeit nicht in Betracht kommt, scheint es, dass es sich bloss um die Herabsetzung oder gänzliche Aufhebung der Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit der Wurzel handelt.

Da in den Arbeiten der schon angeführten Forscher über Nachwirkungskrümmungen geotropisch gereizter und sodann ihrer Spitze beraubter Wurzeln sehr bestimmt gesprochen wird, habe ich meine Versuche auch an Keimwurzeln anderer Pflanzenarten ausgedehnt, doch mit demselben Resultate wie bei Vicia faba, wie das aus den nachfolgenden Versuchen hervorgeht.

Versuch 5. Pisum sativum (grünsamige Varietät).

2—2,5 cm lange Keimwurzeln wurden in feuchter Luft horizontal gestellt, nach 5 Stunden 15 Minuten gemessen (A), sodann wurde ihnen die Haube abgeschnitten, die Wurzeln wurden wieder horizontal gestellt und nach 1 Stunde gemessen (B). Die dritte Messung (C) geschah 6 Stunden 15 Minuten nach der Verwundung.

A	B	C
68	51	45
67	51	45
65	50	45
60	50	45
60	47	45
60	47	41

Versuch 6. Pisum sativum (grünsamige Varietät).

I. 2—3 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespänen horizontal gelegt, nach 4 ½ Stunden gemesen (A), sodann wurde ihre Haube durch einen Querschnitt entfernt, die Wurzeln wiederum horizontal gelegt, nach 1 ½ Stunden (B) und nach 16 Stunden gemessen (C).

A	B	C
90	80	77
72	70	40
71	45	41
70	62	48
63	37	32

II. Ähnliche Wurzeln wurden horizontal gelegt, nach 4 1/2 Stunden gemessen, wiederum horizontal gelegt, nach 1 Stunde (B) und schliesslich nach 16 Stunden (C) gemessen.

A	B	C
61	76	
55	70	
53	67	
35	96	
89	89	89
51	62	70
32	55	88

Versuch 7. Cucurbita melopepo.

2,5—3 cm lange Keimwurzeln wurden in feuchter Luft horizontal gestellt und nach 5 Stunden gemessen (A). Dann wurde ihnen die Haube durch einen den Vegetationspunkt treffenden Querschnitt entfernt und die Wurzeln wurden wiederum horizontal gestellt. Sie wurden nach 1 1/2 Stunden (B) und nach 18 1/2 Stunden gemessen (C). Die nach 18 1/2 Stunden bestimmte Krümmung hat sich im Weiteren nicht verändert. Erst 120 Stunden nach der Verwundung zeigte sich eine neue geotropische Krümmung. Im Callus befanden sich zahlreiche neue perzeptorische Zellen.

A	B	C
100	96	67
79	72	22
77	74	59
62	31	16

Versuch 8. Cucurbita pepo.

4—5 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespäne horizontal gelegt und nach 17 Stunden 15 Minuten gemessen (A); sodann

wurde ihnen die Haube abgeschnitten und die Wurzeln wieder horizontal gelegt. Nach 1 1/4 Stunde wurden sie zum zweitenmal gemessen (B).

A	B
69	49
59	47
53	28
32	26

In allen diesen Versuchen erschien als Folge der Verwundung eine Abnahme der Krümmung in den geotropisch gereizten und gekrümmten Wurzeln. Eine Nachwirkungszunahme der Krümmung müsste etwa bloss in den 60—90 Minuten nach der Verwundung stattgefunden haben, meist ist jedoch schon 60 Minuten nach der Verwundung eine Abnahme der Krümmung festzustellen. In den Versuchen, wo sich eine Zunahme der Krümmung nachweisen liess, war sie relativ klein, so betrug sie im Versuch 2 bei den verwundeten Wurzeln etwa 10%, wogegen an intakten Wurzeln die Krümmung in derselben Zeit etwa um 50% zugenommen hat. Und doch scheint es, wenn die verwundete Wurzel ihre normale Reaktionsfähigkeit besässe, dass derartige Unterschiede im Vergleich mit dem Verhalten normaler Wurzeln nicht bestehen könnten. Man könnte meinen, dass die Nachwirkungszunahme innerhalb der ersten Stunde nach der Verwundung ihre volle Höhe erreicht, dass dieselbe also schneller vor sich geht als an intakten Wurzeln. Dem ist nicht so. Ich kann in dieser Beziehung den folgenden Versuch anführen.

Versuch 9. Vicia faba typ.

3—4 cm lange Keimwurzeln wurden in feuchte, lockere Sägespäne horizontal gelegt und nach 1 Stunde 30 Minuten gemessen (A). Sodann wurden sie der Haube beraubt, um 90° umgedreht horizontal gelegt und nach 15 Minuten (B), 30 Minuten (C), 45 Minuten (D), 60 Minuten (E) gemessen.

A	B	C	D	E
37	37	36	34	32
36	38	38	36	30
34	35	37	35	28
30	33	29	27	24

Der Versuch schliesst die eben besprochene Möglichkeit völlig

aus. Einerseits sind die Veränderungen der Krümmung in den ersten 45 Minuten nach der Verwundung so unbeträchtlich, dass sie fast noch nicht die Fehlergrenzen überschreiten. Und wenn man sie auch als real betrachtet, so folgt höchstens, dass bei drei Wurzeln während der ersten 15—30 Minuten die Krümmung schwach zunimmt, und dann bei allen Wurzeln ziemlich schnell zurückgeht. Der Rückgang der Krümmung ist an sich mit dem Wundreize wahrscheinlich nur indirekt verbunden, da bei ihm dem Autotropismus die entscheidende Aufgabe zufällt. So viel beweist jedoch der Rückgang der Krümmung, dass die geotropisch gereizte und sodann ihrer Spitze (Haube) beraubte Wurzel meist keiner völligen Reaktion fähig ist. Offenbar ist den Wurzeln ein Erregungszustand induziert worden, die Wurzeln vermögen jedoch nicht die Reaktion auszuführen, oder führen eine solche in sehr geschwächtem Maasse aus. Es muss auch dessen bedacht werden, dass überhaupt die Reaktion nie rein erscheint, sondern als Resultante zwischen den induzierten Vorgängen und dem antagonistisch wirkenden Autotropismus. Ob also die Reaktionsfähigkeit vollständig verschwunden ist, wenn die geotropisch gereizte und verwundete Wurzel einen Rückgang der Krümmung zeigt, lässt sich mit absoluter Sicherheit nicht sagen. Sie müsste da jedoch sehr unscheinbar sein, und äusserlich erscheint die Wurzel als reaktionsunfähig. Wenn sich noch nach der Verwundung eine Zunahme der Krümmung zeigt, so ist zu bemerken, dass dieselbe viel kleiner ist als die Nachwirkungskrümmung einer intakten Wurzel (Vers. 2) und schon dies beweist, dass die Reaktionsfähigkeit in der Wirkung gegen den Autotropismus schwächer erscheint. Bei einigen Wurzeln kommt es jedoch zu keiner Nachwirkungsreaktion, wie dies die erste Wurzel im Versuche 9 beweist. Die Reaktionsfähigkeit setzt zwar noch die Reizbarkeit des Plasmas für den Reiz voraus. Der Reiz wurde hier jedoch aus der Haube zugeführt und die Zellen sind im Momente der Verwundung schon gereizt. Es handelt sich also im weiteren Verlaufe des Versuches um diejenigen Prozesse der Reizkette, welche direkt zur Reaktion führen. Wenn nun diese nach einer Verwundung vollständig ausbleiben kann, so beweist dies, dass eben diese Vorgänge eingestellt wurden, d. h. die Wurzel ist nicht reaktionsfähig.[1])

[1]) Eine scharfe empirische Grenze zwischen den mit der Reizbarkeit und andererseits mit der Reaktionsfähigkeit verbundenen Vorgängen lässt sich derzeit allerdings nicht ziehen, zumal die Vorgänge selbst nicht bekannt sind.

Obzwar diese Schlüsse richtig zu sein scheinen, muss bemerkt werden, dass es noch eine andere Erklärung der bisher angeführten Versuche geben kann. Es darf nicht vergessen werden, dass die Wurzel nicht einfach verwundet wurde, sondern dass ihr gleichzeitig das perzeptorische Organ entfernt wurde und diese Entfernung an sich könnte mit dem Aufheben der Reaktionsfähigkeit und dem Rückgange der Krümmung in Zusammenhang gebracht werden. Einerseits könnte die Reaktionsfähigkeit durch eine gewisse Korrelation zwischen Wurzelkörper und Haube bedingt werden, andererseits könnte der induzierte Erregungszustand sich vornehmlich in den perzeptorischen Zellen anhäufen, d. h. die Nachwirkungskrümmung wird nur in ihrem ganz kleinen Teile durch den in der motorischen Zone befindlichen (allerdings aus der Haube zugeleiteten) Erregungszustand hervorgebracht, vielmehr wird auch nach dem Aufhören der Reizursache immer noch aus den perzeptorischen Zellen ein Impuls zur weiteren Krümmung zugeleitet. Die Wurzel krümmt sich, so lange ihr aus der Haube der Reiz zugeführt wird, die Induktion bezieht sich jedoch direkt bloss auf die perzeptorischen Zellen in der Wurzelhaube. Diese speichern gewissermassen den Erregungszustand auf und leiten ihn auch nach dem Aufhören der Reizursache der motorischen Zone zu. Wenn der geotropisch gereizten Wurzel die perzeptorischen Zellen abgeschnitten werden, so wird ihr auch gewissermassen der Vorrat an gespeichertem Erregungszustand entfernt und die Nachwirkungskrümmung kann sehr gering sein. Sie wird nämlich nur durch jene Erregungsvorgänge verursacht, welche eben vor dem Schnitte, der die Haube entfernt, aus dieser in den Wurzelkörper übergetreten sind und durch jene, welche in der Wurzel der Reaktion nahe sind. Es ist weiter denkbar, dass auch diese Erregungszustände wenigstens teilweise von dem Wundreiz in ihrer Wirkung aufgehoben werden können.

Eine Entscheidung hierüber lässt sich von Versuchen, in welchen die Haube bei der Verwundung entfernt wurde, nicht erwarten; man muss daher Versuche anstellen, wo die Wurzeln verwundet werden, ohne dass ihnen die Haube entfernt worden wäre. Wichtig sind in dieser Beziehung Versuche, welche von Rothert (über Heliotropismus) angeführt werden. Um zu erfahren, ob jede beliebige Verwundung der Coleoptile der Graskeimlinge dieselben ihrer heliotropischen Empfindlichkeit beraubt, verwundete

er die Coleoptile von Avena durch bis zur Mittellinie reichende Quereinschnitte, doch blieben die Operationen ohne merklichen Einfluss auf die Krümmungsfähigkeit der Keimlinge. Bloss als er den Keimlingen je zwei Quereinschnitte an zwei opponierten Seiten angebracht hatte, verminderte sich teilweise die heliotropische Krümmungsfähigkeit der Keimlinge, obzwar nur unbedeutend. Wenn dem auch bei den Wurzeln und ihrer geotropischen Krümmungsfähigkeit so wäre, könnte offenbar nicht angenommen werden, dass die Verwundung an sich ihre Krümmungsfähigkeit vermindert oder aufhebt.

II.

Um in dieser Beziehung klare Einsicht zu bekommen, wurde der Einfluss der Verwundung an geotropisch gereizten Wurzeln untersucht, die ihrer Haube nicht beraubt waren. Wie schon bemerkt wurde, ist die Erklärung der so gewonnenen Resultate komplizierter, als wenn die Haube vollständig entfernt wird, denn es muss jetzt auch die Empfindlichkeit der Wurzeln berücksichtigt werden.

Versuch 10. Vicia faba typ.

I. 2,5—3,5 cm lange Keimwurzeln wurden mit Hilfe einer feinen Glasnadel etwa im Bereiche des Transversalmeristems quer durchstochen und in Sägespänen horizontal gelegt. Zwei Stunden nach der Verwundung ist keine geotropische Krümmung zu beobachten. Einige Wurzeln wurden um 90° um ihre Längsachse umgedreht und wieder horizontal gelegt. Nach einer Stunde zeigen sie keine Nachwirkungskrümmung. Einige von den in ursprünglicher Lage gelassenen Wurzeln zeigen 3½ Stunden nach ihrer Horizontallegung eine schwache geotropische Krümmung. Nach einer weiteren Stunde beträgt bei den gemessenen Wurzeln diese Krümmung 36, 31, 28, 26, 19 (°).

Die verwundeten Wurzeln krümmen sich daher erst 3½ Stunde nach Beginn der Reizung, die Reaktion beginnt sicher erst nach zwei Stunden. Aus früheren Versuchen erhellt jedoch, dass bei unverletzten Wurzeln die Krümmung 1 Stunde 20 Minuten nach Beginn der Reizung (Versuch 3) grösser ist, als hier nach einer 4 Stunden 30 Minuten andauernden Reizung. Und doch wurde die Wurzel nur durch einen Stich verwundet, wobei der Perzeptions-

apparat unversehrt geblieben ist. Es ist jedoch möglich, dass sich auf ihn der Wundreiz verbreitet hat und transitorisch seine Perzeptionsfähigkeit sistiert hat. Weiter wäre es möglich, dass Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit der motorischen Zone afficiert wurde, so dass trotz des fungierenden Perzeptionsapparates die Wurzel selbst nicht zu reagieren vermag. Wenn es uns gelänge, an geotropisch gereizten und sodann verwundeten Wurzeln ähnliche Erscheinungen zu beobachten, wie wir sie im ersten Abschnitt unserer Arbeit mitgeteilt haben, so könnte diese Erklärung als wahrscheinlich richtig angenommen werden. Dies soll in den nachfolgenden Versuchen entschieden werden.

Versuch 11. Vicia faba var. maior.

I. 3,5—4,5 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespäne horizontal gelegt, nach 2 Stunden 30 Minuten gemessen (A), sodann um 90° gedreht, wieder horizontal gelegt und nach weiteren 3 Stunden gemessen (B). Sodann wurden sie durch zwei bis zur Mittellinie reichende Quereinschnitte, die an gegenüberliegenden Seiten der Wurzel geführt wurden (einer in der Höhe des Transversalmeristems, der zweite etwas höher) verwundet, horizontal gelegt und nach 1 Stunde gemessen (C).

A	B	C
85	90	66
63	70	68
98	68	50

II. 3,5—4,5 cm lange Keimwurzeln wurden auf 2 Stunden 30 Minuten horizontal gelegt, gemessen (A), sodann durch ähnliche zwei Einschnitte verwundet, horizontal gelegt, nach 3 Stunden (B), nach 1 Stunde (C) und nach einer weiteren Stunde gemessen (D).

A	B	C	D
75	81	65	72
50	70	60	41
50	70	60	41

III. Ähnliche Wurzeln wurden auf 2 Stunden 30 Minuten horizontal gelegt, gemessen (A) und sodann ihrer Haube durch einen knapp hinter dem Transversalmeristem geführten Schnitt be-

raubt. Sie wurden wiederum horizontal gelegt, nach 3 Stunden (B) und einer weiteren Stunde gemessen (C).

A	B	C
38	35	50
32	22	16
31	30	29

Der Versuch beweist, dass bei der grosssamigen Varietät von Vicia faba auch verwundete Wurzeln geotropische Krümmungen ausführen können. Bei der ersten Abteilung (I) wurde die Nachwirkung an intakten Wurzeln festgestellt, bei der zweiten (II) die Nachwirkung einer verwundeten Wurzel. Die Zunahme der Krümmung ist bei den verwundeten Wurzeln nicht kleiner als bei den intakten. Die ihrer Haube beraubten Wurzeln zeigen jedoch einen beträchtlicheren Rückgang der Krümmung. Dies scheint für die Richtigkeit der Annahme zu sprechen, dass in derselben der induzierte Erregungszustand gespeichert wird, wie es schon angeführt wurde, oder dass der Zusammenhang des Wurzelkörpers mit der Haube in irgend welcher Weise die Grösse des Wundreizes herabsetzt, wie das für Graskeimlinge nach Rotherts Versuchen gilt. Oder aber eben diese Vicia-Sorte verhält sich thatsächlich anders, als das sonst untersuchte Versuchsmaterial. Eine andere Erklärungsweise werden wir noch später anführen.

Die ihrer Haube beraubten Wurzeln zeigen den gewohnten Rückgang der Krümmung, was auf eine Herabsetzung oder Sistierung ihrer Reaktionsfähigkeit hinweisen könnte. Doch erscheint dies mit Rücksicht auf die Resultate der ersten zwei (I, II) Versuchsabteilungen nicht ganz sicher. Hingegen sprechen für die Herabsetzung oder Sistierung der Reaktionsfähigkeit durch den Wundreiz die nachfolgenden Versuche, welche mit der typischen Vicia faba ausgeführt wurden.

Versuch 12. Vicia faba typ.

I. 2,5—3,5 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespäne auf 5 Stunden horizontal gelegt, nach 5 Stunden 30 Minuten gemessen (A), sodann wurden 4 Wurzeln in der Höhe des Transversalmeristems mit Hilfe einer Glasnadel quer durchstochen (1), 4 andere 7 mm weit vom Transversalmeristem (2). Die Wurzeln wurden

sodann um ihre Längsachse um 90° gedreht und wieder in Sägespäne horizontal gelegt. Sie wurden 2 Stunden nach der Verwundung (B) und nach einer weiteren Stunde (C) gemessen.

	A	B	C
1	70	61	53
	70	57	45
	66	60	42
	52	49	45
2	47	53	65
	47	52	57
	40	67	77
	36	38	39

II. Ähnliche Versuche wurden mit Hilfe einer Glasnadel in einer Entfernung von 2,1 mm vom Transversalmeristem quer durchstochen und in feuchte Sägespäne horizontal gelegt. 5 Stunden 30 Minuten nach der Verwundung wurden sie gemessen. Die Ablenkung der Wurzelspitzen von der Horizontalen betrug: 79, 65, 62, 60, 58, 54, 52, 50, 47, 45°. Die Krümmung war bloss zwischen dem Transversalmeristem und der Wundstelle lokalisiert, nur bei zwei Wurzeln erstreckte sie sich kaum merklich ein wenig hinter die Stichwunde.

III. Die Wurzeln wurden 6 mm weit vom Transversalmeristem quer durchstochen und dann in Sägespäne horizontal gelegt. Ihre geotropische Krümmung betrug nach 5 Stunden 30 Minuten 63, 58, 52, 52, 50°.

An diesem Versuche ist zunächst auffallend, dass nach der 5 Stunden 30 Minuten andauernden geotropischen Reizung sowohl die intakten als auch die verwundeten Wurzeln im Durchschnitt eine fast gleich grosse Reaktion aufweisen. Denn bei den intakten Wurzeln beträgt die Ablenkung ihrer Spitze von der Horizontalen im Durchschnitt 58°, bei den durchstochenen 57° und 55°. Das beweist, dass die Empfindlichkeit und Reaktionsfähigkeit der gekrümmten Teile durch die Verwundung nicht affiziert wurde. Dieselben reichen jedoch nicht über die Wundstelle, und dies beweist, dass in der Wurzelspitze der Wundreiz sich hauptsächlich basalwärts, akropetal jedoch kaum nachweisbar verbreitet, ähnlich wie dies Rothert für die Plumula der Graskeimlinge gezeigt hat. Dies

geht auch aus dem Versuche (I) hervor, wo schon reagierende Wurzeln verwundet wurden. Bei denjenigen Wurzeln, welche durch einen am Anfang der reagierenden Zone geführten Querstich verwundet wurden, wird diese Zone derart von dem basipetal sich verbreitenden Reize affiziert, dass die Krümmung schon zwei Stunden nach der Verwundung merklich zurückgeht, welcher Rückgang in der weiteren Stunde noch merklicher wird, während Wurzeln, die etwa am Ende der reagierenden Zone verwundet wurden, noch eine Nachwirkungszunahme ihrer Krümmung aufweisen.

Was den Rückgang der Krümmung betrifft, so ist er offenbar in ähnlicher Weise zu erklären, wie derjenige, den man beobachtet, wenn die Wurzel durch einen Querschnitt ihres perzipierenden Teiles völlig beraubt wird. Er beweist, dass trotzdem der Wurzel eine Erregung induziert wurde, sie keine Krümmung auszuführen imstande war, obzwar sie mit dem perzipierenden Teile noch verbunden war. Es ist möglich, dass innerhalb der ersten zwei Stunden nach der Verwundung die Krümmung zugenommen hat, um dann wieder abzunehmen, doch habe ich dies hier nicht näher verfolgt. Sicher ist, dass nicht der ganze induzierte Erregungszustand zur Reaktion gelangt, dass vielmehr der Autotropismus ziemlich früh nach der Verwundung in Wirkung tritt und die Krümmung zum Rückgang bringt. Bei Wurzeln, welche etwa in der Mitte der reaktionsfähigen Zone verwundet und sodann gereizt wurden, ist die Reaktion nicht über die Wundstelle gegangen, d. h. der vom Wundreiz getroffene Teil der motorischen Zone ist nicht reaktionsfähig. Es ist jedoch möglich, dass er nur indirekt nicht reaktionsfähig ist, d. h. weil er nicht reizbar ist, dass in denselben kein Reizvorgang zugeleitet werden kann. Immerhin sehen wir, dass es sich in diesen Fällen nicht bloss um die Affektion der Empfindlichkeit durch den Wundreiz handelt.

Es bleibt also auch in diesem Fall, wo die Wurzel verwundet, ohne dass ihr der perzipierende Teil entfernt wurde, die Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit zur Diskussion übrig. Dass beide auf differenten Eigenschaften des Protoplasmas beruhen, hat Rothert bewiesen. Allerdings ist die jeweilige Reaktion von der Reizbarkeit abhängig, nicht jedoch umgekehrt.

Zunächst sei bemerkt, dass die im ersten Kapitel aufgeworfene Erklärung der Versuche — wo durch Entfernung der Haube bei

den geotropisch reagierenden Wurzeln ein Rückgang der Krümmung erzielt wird, — dass in der Haube die induzierten Erregungszustände gewissermassen gespeichert werden und von da der motorischen Zone nach Aufhören der Reizursache zugeleitet werden, nicht allgemein ausreichend ist. In dem Versuche 12 ist doch die Wurzel mit der Haube in hinreichender Verbindung geblieben und dennoch hat sich auf die vom Wundreiz getroffenen Teile der motorischen Zone einerseits keine Reaktion ausgebreitet, oder die schon vorhandene ist zurückgegangen. Man könnte meinen, wenn in einigen Fällen auch nach der Verwundung die Krümmung zunimmt (Versuch 11), dass dies als Beweis der noch vorhandenen Reaktionsfähigkeit zur Annahme zwingt, dass nicht diese, sondern die Reizbarkeit vom Wundreiz aufgehoben werde. Dem entgegen sprechen Versuche, wo sofort nach der Verwundung die Krümmung zurückgeht, dafür, dass die Wurzel nicht reaktionsfähig ist, obzwar sie doch gereizt ist. Ich führe hier noch einen Versuch an, um die Sache zu klären.

Versuch 13. Pisum sativum (gr. V.)

2 cm lange Wurzeln wurden auf 2 Stunden horizontal in Sägespäne gelegt, sodann gemessen (A), durch 2 bis zur Mittellinie reichende 0,4 mm hinter einander von entgegengesetzten Seiten quer geführte Schnitte, von denen der erste in der Höhe des Transversalmeristems geführt wurde, verwundet, um 90° um ihre Längsachse gedreht, wiederum in Sägespäne horizontal gelegt und nach 20 Minuten (B), weiteren 20 Minuten (C) und nochmals nach 30 Minuten (D) gemessen.

A	B	C	D
67	61	55	48
64	60	56	49
60	57	53	47

Die Wurzeln wurden genau gezeichnet und ihre Formen dann verglichen. Es hat sich gezeigt, dass sich zunächst die der Wunde nächst liegenden Zonen gerade streckten, d. h. hier ist die Krümmung zuerst zurückgegangen. Der gerade gestreckte Teil ist 20 Minuten nach der Verwundung 1,5 mm, nach weiteren 20 Minuten 2—2,5 mm

lang. Die weiteren Wurzelteile strecken sich nicht gerade, bloss lässt sich an ihnen eine geringe Abflachung der Krümmung beobachten.

In diesem Versuche lässt sich nichts beobachten, was auf eine Nachwirkungsreaktion deuten könnte. Die Wurzeln, obzwar ihnen gewiss Reizzustände induziert waren, begannen sofort nach der Krümmung autotropisch sich gerade zu strecken und da sicher ihr Plasma schon durch aus der Haube zugeleitete Vorgänge gereizt war, da sicher diese Vorgänge teilweise direkt vor dem letzten Phasen der Reaktion selbst standen, so wäre, wenn die Reaktionsfähigkeit durch den Wundreiz nicht beeinflusst wäre, doch eine Nachwirkungszunahme der Krümmung zu erwarten. Wenn diese in einigen Versuchen nicht nachzuweisen ist, so ist auch anzunehmen, dass hier die Reaktionsfähigkeit durch den Wundreiz direkt affiziert wurde. Sie wird in den Wurzeln transitorisch aufgehoben.

Es handelt sich im Weiteren um die Erklärung der nicht zu leugnenden Thatsache, dass in einigen Versuchen (2, 9, 11) nach der Verwundung eine Zunahme der Krümmung zu beobachten ist. Da muss darauf hingewiesen werden, dass der Wundreiz nicht momentan auf die ganze krümmungsfähige Zone der Wurzelspitze sich verbreitet, sondern dass er sich mit einer nicht allzugrossen Geschwindigkeit von der Wundstelle verbreitet. Czapek[1]) giebt für den geotropischen Reiz an, dass er sich in der Wurzel mit einer Geschwindigkeit etwa von 1 mm in 5 Minuten fortpflanzt; wenn man auch diese Geschwindigkeit für die Verbreitung dieses Wundreizes annimmt[2]) und weiter bedenkt, dass die Vorgänge, welche in der Zelle die Reaktionsfähigkeit aufheben, ebenfalls eine gewisse Zeit in Anspruch nehmen, wird man sich nicht wundern, wenn noch nach der Verwundung eine Zeit lang die Krümmung zunimmt. Das gilt besonders für massigere und mit einer längeren Krümmungszone ausgestattete Wurzeln, wie solche Vicia faba maior im Vergleiche mit denen von Pisum sativum und Vicia faba typ. besitzt. Es rührt da höchst wahrscheinlich die Zunahme der Krümmung von jenen Teilen der motorischen Zone her, auf welche sich der Wundreiz noch nicht verbreitet hat. Dass sich in gereizten und verwundeten Zellen keine Nachwirkungskrümmung nach hergestellter Reaktionsfähigkeit ein-

---

[1]) Czapek, F., Weitere Beiträge, pag. 219.

[2]) Nicht viel grössere Geschwindigkeiten, meist jedoch kleinere, ergab mir die Untersuchung der Fortpflanzung der traumatropen Reaktion.

stellt, lässt sich vielleicht aus Czapeks Untersuchungen über die Impressionszeit erklären. Die induzierten Vorgänge überdauern wahrscheinlich bei hinreichend grosser Wundreizwirkung meist nicht die Dauer der Reaktionsfähigkeit. Es scheint nun, dass dies eben nur bei einer hinreichend grossen Wundreizwirkung der Fall ist, wie aus dem nachfolgenden Versuche hervorgeht.

Versuch 14. Pisum sativum (gr. V.).

2—2,5 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespänen horizontal gelegt und nach einer Stunde gemessen (I) einige (a) um 90° um ihre Längsachse gedreht und wiederum horizontal gelegt, andere (b) im Bereiche des Transversalmeristems quer durchstochen, um 90° gedreht und horizontal gelegt, die weiteren (c) von zwei gegeneinander liegenden Flanken bis zur Mittellinie eingeschnitten (der erste Einschnitt in der Höhe des Transversalmeristems, der zweite ein wenig höher) um 90° gedreht und horizontal gelegt, die letzten (d) wurden durch einen durch das Transversalmeristem geführten Querschnitt der Haube beraubt und ebenfalls um 90° gedreht horizontal gelegt. Die Messung der Krümmung geschah 1 Stunde (II), 2 Stunden (III) und 5½ Stunden (IV) nach der Umdrehung, bezw. Verwendung. In der Kolonne V sind die neuen, auf die ursprünglichen, senkrechten, geotropischen Krümmungen angegeben.

	I	II	III	IV	V
a	45	51	50	35	0 [1]
	37	48	10	0	0
	37	43	19	0	0
	35	38	16	6	0
b	43	33	28	0	0
	39	30	35	19	0
	37	27	29	0	0
	37	23	32	45	0
c	31	27	30	0	0
	31	27	0	0	16
	25	21	27	0	0
	25	21	0	0	30

[1]) Wurde nicht gemessen.

d	36	30	25	16	0
	29	21	21	0	0
	29	21	19	0	0
	22	15	10	0	0

Einige Wurzeln der Abteilung **b** und **c** zeigen zunächst eine Abnahme der Krümmung um weiter eine Zunahme aufzuweisen, die sicher nicht als Beobachtungsfehler anzusehen ist. Dies könnte so erklärt werden, dass nach der Verwundung die Wurzel transitorisch nicht reaktionsfähig ist. Nachdem nun diese Unfähigkeit vorüber ist, kann an Wurzeln, in welchen noch die induzierten Erregungsvorgänge nicht erloschen sind, eine Nachwirkungskrümmung erscheinen, während in den übrigen die Krümmung auch weiter zurückgeht. Es ist auffallend, dass die erwähnte Zunahme nicht nur bei Wurzeln zu beobachten ist, welche bloss durchstochen werden, sondern auch an solchen, welche durch zwei Halbeinschnitte verwundet wurden; dagegen ist dieselbe an Wurzeln, welche durch eine eben so grosse Wundfläche, wie die zweimal halb angeschnittenen Wurzeln verwundet, gleichzeitig jedoch der Haube beraubt wurden, nicht zu konstatieren. Das könnte zur Meinung führen, dass hier nicht die Verwundung an sich, sondern in erster Reihe die An- und Abwesenheit der Wurzelhaube in Betracht kommt. Allerdings nicht in der schon besprochenen Beziehung, dass der Reizzustand in der Haube gewissermassen gespeichert und von da in die motorische Zone geleitet wird und zwar so, dass auch die ganze Nachwirkungszunahme der geotropischen Krümmung von diesen nach Aufhören der Reizursache zugeführten Vorgängen abhängt. Es ist jedoch leicht einzusehen, dass wenn in der Haube der Reiz perzipiert wird, auch hier ein gewisser Teil des Reizzustandes die Einwirkung der Reizursache überdauert und wenn er der motorischen Zone zugeleitet werden kann, hier die Nachwirkung verstärken kann. Immerhin ist die Nachwirkungszunahme der Krümmung überhaupt von dem Verhältnisse der Impressionszeit zur Dauer der Reaktionsunfähigkeit abhängig und da beide Faktoren (individuellen?) Variationen unterliegen, ist es nicht zu verwundern, wenn sich in den Versuchen die Nachwirkung nicht immer und nicht im gleich starken Grade zeigt. Andererseits beweist der Versuch auf das Deutlichste, dass durch den Wundreiz die Reaktionsfähigkeit

der Wurzel angegriffen wird. Denn da die in der Kolonne III für einige Wurzeln registrierte Zunahme der Krümmung beweist, dass thatsächlich die Wurzel in gereiztem Zustande sich befand, ohne bei der ersten nach Verwundung vorgenommenen Messung eine Zunahme der Krümmung aufzuweisen, und vielmehr einen Rückgang derselben zeigt, muss auf eine Läsion der motorischen Thätigkeit geschlossen werden. Diese Läsion ist transitorisch. Da die „Energie“ der induzierten Reizzustände bei den mit der Haube noch versehenen Wurzeln wahrscheinlich grösser ist, als bei haubenlosen Wurzeln, wird bei solchen Wurzeln auch der Nachwirkungseffekt grösser sein, d. h. er wird unter Umständen auch eine Zunahme der Krümmung erzielen können, was bei haubenlosen Wurzeln meist nicht der Fall ist.

Man könnte meinen, dass sich die hier behandelten Fragen viel strikter beantworten liessen, als es im Vorstehenden geschehen ist. Leider ist mir das nicht geglückt, obzwar ich zahlreiche mannigfach modifizierte Versuche angestellt habe. Überall trat die grosse individuelle Variabilität der Wurzeln hindernd in den Weg. Ich stelle mir jedoch die Vorgänge etwa so vor: 1. Die Summe der induzierten Erregungszustände ist (ceteris paribus!) desto grösser, ein je grösserer Zellenkomplex gereizt wird und in je grösserem Organ dieselben ausgelöst werden können. Wird ein Teil dieses gereizten Organes entfernt, wird dadurch die Summe der Erregungszustände (also auch ihre Gesamtenergie) herabgesetzt. 2. Der Wundreiz pflanzt sich mit einer bestimmten Geschwindigkeit von der Wundstelle fort und beraubt die Zellen, auf welche er sich ausgebreitet hat, transitorisch ihrer Reaktionsfähigkeit. Es können also noch eine Zeit lang nach der Verwundung entferntere Partien die Reaktion fortsetzen, allerdings nur so lange, bevor sie vom Wundreize nicht getroffen werden. Daher rührt die kontinuierlich auch nach der Verwundung hie und da beobachtete und eine kurze Zeit andauernde (Versuch 9) Zunahme der Krümmung. 3. Die vom Wundreiz getroffenen Partien trachten sich autotropisch gerade zu strecken, daher der in allen Versuchen zu beobachtende Rückgang der Krümmung. Die Geschwindigkeit dieses Rückganges kann, wenn die Reaktionsfähigkeit nicht vollständig aufgehoben wird, von der relativen Grösse der induzierten Erregungszustände und des Wundreizes abhängig sein. Die grösseren Krümmungen

werden nicht vollständig ausgeglichen, was mit Czapeks[1]) Befunden an normalen, geotropisch gekrümmten und dann auf dem Klinostaten rotierenden Wurzeln von Lupinus albus in Einklang steht. 4. Ist die Impressionszeit der induzierten geotropischen Erregungszustände länger, als die Dauer der motorischen Läsion, kann die Wurzel nach einem Rückgang der Krümmung eine Nachwirkungszunahme derselben aufweisen.[2]) (Versuch 2, 11.) Kombiniert man diese Versuche mit dem Ergebnisse des Versuchs 9, so ist es möglich anzunehmen, dass unter Umständen die Krümmung eine kurze Zeit lang nach der Verwundung schwach zunimmt, dann stark zurückgeht, sodann wieder ziemlich beträchtlich zunimmt, schliesslich definitiv zurückgeht. Unter anderen Umständen kann die direkt nach der Verwundung stattfindende Krümmungszunahme unmerklich klein werden, ebenso die zweite. Diese kann jedoch überhaupt ausfallen.

III.

Ich habe keine Methode ausfindig machen können, um die Frage zu beantworten, wie der Wundreiz auf die Reizbarkeit, d. h. die Fähigkeit des Protoplasmas jene Vorgänge in sich abspielen zu lassen, die die Perzeption mit der Reaktion verbinden, einwirkt. Hingegen kann man einiges konstatieren, was darauf hinweist, dass durch den Wundreiz die Empfindlichkeit der Wurzeln, resp. ihrer Hauben nicht aufgehoben wird. Bei den Wurzeln kommt meist nur die Empfindlichkeit der perzeptorischen Haubenzellen in Betracht. In denselben wird nun, wie ich gefunden habe[3]) durch den geotropischen Reiz eine sehr leicht feststellbare Reaktion ausgelöst, welche darin besteht, dass an denjenigen Zellwänden, welche in der Ruhelage von spezifisch schwereren Körperchen bedeckt sind, eine starke, auffallende Plasmaansammlung zu beobachten ist, wenn die Wurzel aus ihrer Ruhelage gebracht wird, wodurch jene Zellwände gänzlich oder teilweise vom Drucke der spezifisch schwereren Körperchen befreit werden. Obzwar diese Plasmaansammlung wahrschein-

---

[1]) Czapek, F., Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 27, p. 316.

[2]) Natürlich einer zunächst geotropisch gereizten und nach der Verwundung entweder um 90° umgedrehten oder am Klinostat rotierenden Wurzel.

[3]) l. c. pag. 245.

lich nicht direkt mit der geotropischen Krümmungsreaktion zusammenhängt, hängt sie doch mit der Lage der im Dienste der Perzeption des Schwerkraftreizes stehenden Körperchen zusammen und zeigt so viele Beziehungen zur Krümmungsreaktion selbst, dass die Empfindlichkeit durch deren Vorhandensein ihr Hervorrufen bedingt wird, höchst wahrscheinlich mit der geotropischen Empfindlichkeit selbst übereinstimmt. Aber wenn auch dem nicht so wäre, zeugt die sich einstellende Plasmaansammlung für die Empfindlichkeit der perzeptorischen Zellen überhaupt und es genügt zunächst ihr Vorhandensein festzustellen.

Es ist wichtig vorerst festzustellen, wie die Verwundung der Wurzelhaube auf die Reaktionsfähigkeit einwirkt.

Versuch 15. Vicia faba typ.

2—3 cm lange Keimwurzeln wurden auf 5 ½ Stunden in Sägespäne horizontal gelegt und gemessen (I), sodann durch einen Querschnitt etwa[1]) der Hälfte der Haube beraubt. Sie wurden wiederum horizontal gelegt und nach 1 ½ Stunden (II), 3 Stunden (III), 18 ½ Stunden (IV) gemessen.

I	II	III	IV
88	72	68	90
82	44	—	30
77	50	34	86
71	43	28	60
71	33	49	45
53	37	20	54

Versuch 16. Pisum sativum gr. V.

2—3 cm lange Keimwurzeln wurden in Sägespäne horizontal gelegt, nach 4 ½ Stunden gemessen (I) und durch einen Querschnitt ½—⅓ der Haube beraubt, wiederum horizontal gelegt, nach 1 ½ Stunden (II) und 16 Stunden (III) gemessen.

[1]) Genau lässt sich dies natürlich nicht ausführen. Es wurde meist mehr als eine Hälfte der Columella abgeschnitten, weil die äussersten Zellenetagen nicht mehr im Dienste der geotropischen Perzeption stehen und ich eigentlich etwa die Hälfte des perzeptorischen Zellenkomplexes abtragen wollte.

I	II	III
75	62	75
72	46	80
62	45	78
60	40	86
55	50	75
55	42	90
55	36	85

Versuch 17. Vicia faba typ., Pisum sativum gr. V.

1,7—2 cm lange Keimwurzeln von Vicia und 4—5 cm lange Wurzeln von Pisum wurden durch mediane, etwa bis in das Transversalmeristem oder ein ganz wenig hinter dasselbe reichende Einschnitte verwundet und in Sägespäne horizontal gelegt. Bei Vicia wurden erst 4 Stunden 24 Minuten nach der Verwundung die ersten geotropischen Krümmungen beobachtet, bei Pisum erst 5 Stunden nach der Verwundung.

Man sieht aus diesen Versuchen, dass die Verwundung der Haube ähnlich auf die geotropische Reaktionsfähigkeit der Wurzeln einwirkt, wie die Verwundung des Wurzelkörpers selbst. Würde es sich gleichzeitig um die Sistierung oder Herabsetzung der Empfindlichkeit handeln, so müsste dieselbe in den noch vorhandenen Haubenzellen sich erkennen lassen. Und da die Reaktion, welche in der erwähnten Plasmaansammlung besteht, mit der geotropischen Empfindlichkeit innig zusammenhängt, wird es interessant sein, zu untersuchen, wie sich dieselbe in verwundeten Hauben verhält.

1. Es wurden 2—3 cm lange Keimwurzeln von Pisum sativum (grünsamige Varietät) einerseits umgekehrt (mit der Spitze aufwärts) in dampfgesättigtem, dunklem Raume aufgestellt und nach 45 Minuten fixiert, in Mikrotomschnitte zerlegt und untersucht. Es zeigten sich an den morphologisch unteren Zellwänden der Columella starke Plasmaansammlungen. 2. Ähnliche Wurzeln wurden verwundet und zwar einerseits durch einen bis ins Transversalmeristem reichenden medianen Längseinschnitt, andererseits durch einen Querschnitt, durch welchen die Hälfte der Haube von der Wurzel abgetrennt wurde. Die Wurzeln wurden sofort nach der Verwundung umgekehrt (mit der Spitze aufwärts) gestellt und

nach 45 Minuten fixiert. Die der Wundfläche direkt benachbarten intakt gebliebenen Zellen zeigten keine Plasmaansammlungen. Die Stärkekörner waren diffus im Cytoplasma verteilt. Hingegen zeigten die übrigen perzeptorischen Zellen eine recht deutliche Plasmaansammlung an den morphologisch unteren Zellwänden, die nicht geringer war als jene, die an unverletzten Wurzeln zu beobachten war. 3. Ähnliche Wurzeln wurden durch einen medianen Einschnitt oder einen durch die Haube geführten Querschnitt verwundet, vertikal (mit der Spitze abwärts) in Sägespäne gestellt, nach 45 Minuten umgekehrt mit der Spitze aufwärts gestellt und nach 45 Minuten fixiert. Die der Wundfläche benachbarten, intakt gebliebenen Zellen (zuweilen auch zwei Zellagen) zeigten keine Plasmaansammlung. Hingegen war in den übrigen perzeptorischen Zellen eine deutliche Reaktion zu beobachten, obzwar nun die Plasmaansammlungen ein wenig schwächer entwickelt zu sein schienen.

Es ist somit zu folgern, dass die perzeptorischen Zellen durch den Wundreiz — wenigstens unter Umständen, welche bei unseren Versuchen vorhanden waren, — für den Druck der spezifisch schwereren Körperchen oder für sein Fehlen nicht unempfindlich werden. Es ist möglich, dass die Empfindlichkeit ein ganz wenig herabgesetzt wird, sistiert wird sie jedoch nicht. Nun wird der geotropische Reiz eben als Druck der spezifisch schwereren Körperchen empfunden, man kann daher jene Reaktion, die in der Plasmaansammlung besteht, da sie mit Empfindung des Druckes seitens jener Körperchen zusammenhängt, als Beweis auch der geotropischen Empfindlichkeit betrachten. Ist das richtig, so muss daraus gefolgert werden, dass durch den Wundreiz die geotropische Empfindlichkeit nicht aufgehoben wird. Dieses Resultat ist nun sehr wichtig, um die schon oben erwähnten Versuche von Wiesner zu erklären. Aus denselben scheint hervorzugehen, dass in der Wurzel durch Verwundung überhaupt nicht die Empfindlichkeit der Plasmahäute aufgehoben wird und dass sie unter gewissen Umständen zur Geltung kommen kann. Der Wundshock, welcher die Reaktionsfähigkeit sistiert oder sehr herabsetzt, wirkt bloss transitorisch. Wird die Wurzel ihrer Haube samt den perzeptorischen Zellen beraubt, so dauert es sehr lange, ehe sie unter normalen Umständen den Schwerkraftreiz zu perzipieren vermag; nämlich so lange, bis sich der perzeptorische Zellenkomplex regeneriert hat. Hingegen stellt

sich die Reaktionsfähigkeit an sich ziemlich früh her, z. B. nach 3—5 Stunden, wie das aus den Versuchen 10 und 14 gefolgert werden kann. Werden nun solche Wurzeln an einer Zentrifuge durch eine grössere Kraft als es die Schwerkraft ist, gereizt, so werden spezifisch schwerere Körperchen an die äusseren Plasmawände angedrückt[1]) und es wird der Wurzel ermöglicht, nicht nur die Richtung der Massenbeschleunigung bewirkenden Kraft zu perzipieren, sondern sie kann auch reagieren, da der Wundshock schon vorüber ist.

Als Resultat der vorstehenden Versuche können wir also anführen, dass der Wundreiz in den Keimwurzeln von Vicia faba, Pisum sativum, Cucurbita pepo und melopepo in erster Reihe die Reaktionsfähigkeit herabsetzt oder sistiert, hingegen kann höchstwahrscheinlich in solchen Wurzeln die geotropische Empfindlichkeit erhalten bleiben. Das Resultat bezieht sich bloss auf die Wurzeln der eben angeführten Pflanzenarten und gilt für ihre geotropische Perzeptions- und Reaktionsfähigkeit.

---

[1]) Dass dies möglich ist, beweisen Mottiers Versuche (The effect of centrifugal force upon the cell. Ann. of Botany. Vol. 13, 1899).

Vergleichende Untersuchungen über die innere Struktur der Blätter und anderer Assimilationsorgane bei einigen australischen Podalyrieen-Gattungen

(Isotropis, Gompholobium, Burtonia, Jacksonia, Sphaerolobium, Viminaria, Daviesia, Aotus und Phyllota).

Von

Richard Bürkle.

Einleitung.

Im Laufe des letzten Dezenniums sind verschiedene umfassendere Arbeiten[1]) erschienen, welche die vergleichend anatomische Untersuchung der vegetativen Organe einzelner Triben der Papilionaceen zur Aufgabe hatten. Nachdem hiebei eine Reihe wichtiger Thatsachen festgestellt wurde, welche geeignet sind, die Grundlage zu einer Charakteristik der Familie nach anatomischen Gesichtspunkten zu schaffen, so schien es zunächst wünschenswert, die begonnenen Untersuchungen fortzusetzen und auf die noch nicht näher untersuchten Triben auszudehnen. Von diesen hat die Tribus der Podalyrieen in systematischer wie biologischer Hinsicht ein ganz besonderes Interesse, in systematischer, nachdem der grösste Teil der Podalyrieengattungen durch den Besitz einfacher Blätter und oft auch durch das Fehlen der Nebenblätter ausgezeichnet ist, und

---

[1]) Debold, Anat. Charakteristik der Phaseoleen. Diss. München und Freiburg, 1892.

Köpff, Anat. Charakteristik der Dalbergieen, Sophoreen und Swartzieen. Diss. Erlangen und München, 1892.

Vogelsberger, Anat. Charakteristik der Hedysareen. Diss. Erlangen und Greifswald, 1893.

Weyland, Anat. Charakteristik der Galegeen. Diss. München, 1893.

die fiedrig zusammengesetzten Blätter und das Auftreten der Stipeln im allgemeinen ein sehr wertvolles exomorphes Erkennungsmittel im sterilen Zustande vorliegender Papilionaceen bilden; in biologischer, weil die in Rede stehende Pflanzengruppe vornehmlich ein bestimmtes Areal mit besonderen Standortsverhältnissen bewohnt, welche den Pflanzen schon äusserlich eine gewisse Signatur aufgedrückt haben.

Da die Tribus der Podalyrieen eine grosse Zahl von Gattungen und Arten umfasst, so beschränkte ich mich auf einen Teil der Gattungen, nämlich die von Bentham-Hooker in Genera plantarum I unter „13. Isotropis" bis „21. Phyllota" aufgeführten, während bezüglich der übrigen Gattungen Untersuchungen von anderer Seite im Gange sind. Die von mir untersuchten Gattungen sind die folgenden: Isotropis, Gompholobium, Burtonia, Jacksonia, Sphaerolobium, Viminaria, Daviesia, Aotus und Phylotta.

Über die Anatomie der eben angeführten Gattungen, wie überhaupt über die Anatomie der Podalyrieen, ist nur sehr wenig bekannt. Das Wenige findet sich bei Reinke, welcher gelegentlich seiner Studien über die exomorphe Beschaffenheit der vegetativen Organe[1]) auch Streiflichter in die Anatomie, um seine eigenen Worte zu gebrauchen, fallen lässt. Dort sind Angaben über das eine oder andere Strukturverhältnis einzelner Arten der von mir untersuchten Gattungen anzutreffen, auf welche ich im allgemeinen Teil vorliegender Arbeit näher zurückkommen werde.

Meine Untersuchungen erstreckten sich vor allem auf die Anatomie des Blattes. Bei den sogenannten blattlosen Arten wurden die assimilierenden, zum Teil als Phyllokladien ausgebildeten Zweige zur Untersuchung herangezogen.

Ich gehe nun zu einer kurzen Besprechung der Resultate meiner anatomischen Untersuchungen über. Als gemeinsame, systematisch verwertbare Charaktere der untersuchten Gattungen sind vor allem namhaft zu machen: die Behaarung, nämlich das Auftreten einzellreihiger, dreizelliger Deckhaare mit kurzer Basal-, kurzer Hals- und langer Endzelle, welch letztere entweder normal oder mehr oder weniger deutlich zweiarmig ausgebildet sein kann, weiter das vollständige Fehlen der Aussendrüsen, sodann die Ausscheidung

---

[1]) Reinke, Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen, in „Jahrb. f. wiss. Bot." 1898, Bd. 30, p. 10 ff.

des oxalsauren Kalkes in Form gewöhnlicher Einzelkrystalle und das Fehlen von Drusen, schliesslich der Mangel innerer Sekretionsorgane abgesehen von den Gerbstoffidioblasten, welche bei den Gattungen Aotus und Phyllota angetroffen wurden. Von diesen Merkmalen verdienen die Deckhaare und das Fehlen von Drusen ganz besondere Hervorhebung, weil diese beiden Merkmale nach den bisherigen Untersuchungen für die Charakteristik der ganzen Papilionaceenfamilie von Wert sind. Die Gerbstoffidioblasten, welche übrigens nach den Untersuchungen anderer bei den Podalyrieen noch eine weitere Verbreitung besitzen, wurden hervorgehoben, weil sie auch bei vielen Papilionaceen aus anderen Triben, z. B. bei den Phaseoleen, vorhanden sind und ein brauchbares Erkennungszeichen steriler Vertreter der in Rede stehenden Familie bilden.

Unter Berücksichtigung der von anderer Seite durchgeführten Untersuchungen der übrigen Popalyrieen-Gattungen ist noch beizufügen, dass Drüsenhaare der ganzen Tribus fehlen, und der oxalsaure Kalk bei allen Podalyrieen in Form der gewöhnlichen Hendyoeder auftritt.

Gross ist die Zahl der anatomischen Verhältnisse, welche zur Gattungs- und Artcharakteristik mit Vorteil benützt werden können. Es sind dies grossenteils biologische Charaktere, Verhältnisse, welche mit den eigenartigen Standortsbedingungen in Einklang gebracht werden können und welche zweifellos auch durch die Wirkung äusserer Faktoren, wie Wärme, Licht, Trockenheit des Bodens u. s. w. entstanden sind. In dieser Richtung sind anzuführen: die Dicke und Struktur der Aussenwand der Epidermis; die Papillenbildung der Epidermis; das Auftreten verschleimter Epidermiszellen; die Hypodermbildung; die Beschaffenheit des Spaltöffnungsapparates (meist gewöhnliche Nachbarzellen, mitunter zum Spalte parallele Nebenzellen oder Nebenzellen in bestimmter Zahl und mit charakteristischer Ausbildung); die Stellung der Stomata in Beziehung zum Niveau der Epidermis (vielfach starke Einsenkung, besonders charakteristisch bei Jacksonia); die Verteilung der Stomata auf die Organoberfläche (gleichmässig verteilt bei Axen und vertikalen Blättern und Phyllokladien, unterseits bezw. in den Furchen bei den Rollblättern); die gegenseitige Lagerung der Stomata (regellos oder mit der Spaltrichtung unter sich parallel und dann gewöhnlich parallel zur Längsachse des Organs, sehr selten senkrecht dazu);

die schon oben berührte gewöhnliche oder zweiarmige Ausbildung der Endzelle der Trichome; die Gliederung und Ausbildung des Mesophylls (conjugiertes Parenchym, markartiges Gewebe in Mitte des Mesophylls u. s. w.); das seltene Durchgehen der grossen Nerven; die Ausbildung und Entwicklung von Sklerenchym in Begleitung der Nervengefässbündel, bezw. das Fehlen derselben; die Anordnung des Gefässbündelsystems (Gewölbestruktur der Rollblätter, das Auftreten eines zusammenschliessenden Leitbündelrings in den vertikalen Blättern und Phyllokladien und das Vorkommen von zwei Reihen mit den Holzteilen einander zugekehrter Leitbündel in den horizontalen Blättern bestimmter Daviesia-Arten).

Vorliegende Arbeit gliedert sich in einen allgemeinen Teil, in welchem ein Überblick über die Gesamtheit der anatomischen Verhältnisse gegeben wird, und in einen speziellen Teil, der die anatomische Charakteristik der Gattungen und Arten enthält. Zwischen beide Teile ist eine tabellarische Übersicht über die Strukturverhältnisse bei den von mir untersuchten Gattungen eingeschoben.

Das Material zu meinen Untersuchungen erhielt ich aus dem Staatsherbarium in München; dem Konservator desselben, Herrn Professor Dr. Radlkofer, erlaube ich mir an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank abzustatten.

Tiefgefühlten Dank sage ich auch vor allem meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. Solereder, für die Übertragung und Leitung der Arbeit, sowie für die zahlreichen Ratschläge und Unterstützungen, die er mir bei der Ausführung der Untersuchungen zu teil werden liess.

Allgemeiner Teil.

Der eingehenden Besprechung der anatomischen Verhältnisse bei den von mir untersuchten Podalyrieengattungen schicke ich eine kurze Beschreibung der Assimilationsorgane rücksichtlich ihrer exomorphen Ausbildung voraus, nicht etwa um damit Neues bringen zu wollen, — ich verweise in dieser Hinsicht ausdrücklich auf die erschöpfende Behandlung dieses Stoffes bei Reinke „Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen“ in Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 30 pag. 10 und folg. —, sondern aus Zweckmässig-

keitsgründen; hängt doch die innere Struktur eines Organes in wesentlichem Grade mit von seiner äusseren Gestalt ab, und gerade die assimilatorischen Organe der Podalyrieen sind durch einen überaus mannigfaltigen Habitus ausgezeichnet, weshalb diese Tribus von den Morphologen mit Recht als eine der interessantesten unter den Papilionaceen bezeichnet wurde.

Die von mir untersuchten, insgesamt in Australien heimischen Podalyrieen sind dem Klima ihrer Heimat gemäss meist xerophile Sträucher oder Halbsträucher. Die Blätter, welche in der Regel einfach, seltener zusammengesetzt und dann mehr gefingert als gefiedert sind, erreichen, wenn wir die annähernd horizontalen zunächst betrachten, nur in wenigen Fällen besondere Grösse bezw. Flächenausbildung, sind vielmehr meist klein, schmal nadelförmig, lederartig und an den Längsrändern nach der Unterseite hin mehr oder minder stark eingerollt. Die auf der Blattunterseite gebildete Rinne wird dabei öfters durch stärkeres Hervortreten der Mittelrippe in zwei parallel zu dieser verlaufende Furchen geteilt. Die Rinne oder die beiden Furchen sind öfters mit einem weisslichen Überzug ausgekleidet, welcher, wie hier gleich bemerkt sein mag, durch reichliche Papillenbildung der Epidermis bedingt wird. In anderen Fällen — es sind dies bestimmte Daviesia-Arten — sind die Blätter vertikal gestellt, an der Spitze dornartig und dann flach bis vollständig stielrund ausgebildet. Sehr oft sind die Blätter zu niederblattartigen Gebilden reduziert, und es dienen dann die Zweige der Assimilation. Diese Beschaffenheit der vegetativen Organe ist für die ganze Gattung Jacksonia charakteristisch. Die in Rede stehenden assimillierenden Zweige sind zum Teil in dem Längenwachstum beschränkt und dann typische Phyllokladien; zum Teil besitzen sie Längenwachstum und sind dann entweder stielrunde oder kantige oder zwei- bis dreiflügelige Axen.

Der Formenreichtum der Assimilationsorgane, sowie die grosse Zahl der australischen Podalyrieen im Vergleich zu den wenigen afrikanischen am Kap fällt unwillkürlich auf. Reinke sagt hierüber, dass das morphologische Gleichgewicht der einwandernden Urformen in einer Weise sich gelockert haben müsse, dass die Phylembryonen der jetzt lebenden Arten eine ausserordentliche Steigerung ihrer Neigung zum Variieren erfuhren, und dass die Variationen gerade der assimilierenden Apparate ungemein grosse Amplituden

annahmen. Dabei stellt er nicht in Abrede, dass das Klima in zweiter Linie als weiterer Faktor in bestimmter Weise eingewirkt habe, mit anderen Worten, dass die oben beschriebenen Formen des assimilierenden Apparates zum Teil Anpassungen an Trockenheit und Sonnenschein seien. Schutzeinrichtungen solcher Art in den mannigfaltigsten Ausführungen begegnen wir auch in der inneren Struktur der Organe; die Natur gefällt sich eben, wie Haberlandt sagt, in Variationskonstruktionen. Dieser Gesichtspunkt ist im folgenden gegebenen Falls gebührend berücksichtigt.

Ich gehe nun zunächst zur Besprechung des Hautgewebes über. Im allgemeinen sind die Epidermiszellen an der ganzen Organoberfläche gleichartig ausgebildet; nur an den Rollblättern[1]) ist eine erhebliche Differenzierung der Zellen je nach ihrer Lage am Blatt zu verzeichnen. Was ihre Gestalt betrifft, so sind die Epidermiszellen in der Flächenansicht fast allgemein polygonal, und zwar oft mit relativ scharfen Ecken, wie namentlich bei den Rollblättern. Gewellte Umrisslinien sind nur bei Isotropis striata, Gompholobium amplexicaule und Daviesia cordata zu verzeichnen. Bei vielen, so vornehmlich bei den Gompholobium- und Jacksoniaarten, sind die Epidermiszellen parallel zur Längsrichtung des Blattes bezw. Zweiges gestreckt; bei den Daviesia-Arten ist gleichfalls deutliche Streckung vorhanden, welche jedoch bezüglich der einzelnen Zellen eine verschiedene Richtung aufweist. Für die grosse Mehrheit der untersuchten Arten ist die tafelförmige Gestalt der Epidermiszelle die Regel, d. h. der Höhendurchmesser ist bedeutend kleiner als der

---

[1]) Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen bei den Rollblättern von Arten verschiedener Familien (vergl. Gruber, Anatomie und Entwicklung des Blattes v. Empetrum nigrum und ähnlicher Blattformen einiger Ericaceen. Diss. Königsberg 1882) haben festgestellt, dass die unterseitigen Furchen nicht etwa durch einfaches Umbiegen der Blattränder, sondern sekundär durch ungleich starkes Flächenwachstum auf der Blatunterseite entstehen. Die scheinbar umgeschlagenen, zu einem Teil der physiologischen Oberseite umgebildeten Blattränder sind ein Teil der morphologischen Unterseite und stimmen rücksichtlich der Struktur ihrer Epidermis mit der morphologischen Oberseite mehr oder weniger überein. Mit Rücksicht hierauf, wie überhaupt auf die so verschiedene Ausbildung der Epidermis je nach ihrer Lage am Blatte sind deshalb bei Rollblättern im folgenden zunächst unterschieden schlechthin: „Oberseite“, „Ränder“ und „Unterseite“, und ausserdem bei mehr oder minder kräftigem Hervortreten der Mittelrippe noch „die der Mittelrippe entsprechende Partie der Unterseite“ und „die Furchen“.

Breitendurchmesser; nur die Jacksonia-Arten zeigen vielfach ein umgekehrtes Verhältnis, also meist hohe Zellen. Rücksichtlich der Grössenverhältnisse begegnen wir bei den Rollblättern auf ihrer Oberseite meist grossen, auf ihrer Unterseite bezw. in den Furchen der Unterseite meist kleinen Zellen, ein Unterschied, der bei typischen Rollblattformen auffällig hervortritt. Im übrigen besitzen die Epidermiszellen auf der ganzen Organoberfläche annähernd gleiche Grösse; doch schwankt dieselbe je nach der Art.

Die Aussenwände zeigen im allgemeinen kräftige Verdickung, wie auch bei dem Standort der Pflanzen kaum anders zu erwarten ist. Die relativ dünnsten, wenngleich ziemlich kräftigen Aussenwände besitzen die Blätter der Isotropis-Arten, stark verdickte und cutinisierte, öfters warzige, haben die oberseitigen Epidermiszellen der Rollblätter der Gompholobium-, Burtonia-, Aotus- und Phyllota-Arten. Papillöse Entwicklung der Epidermis ist nicht selten und findet sich zunächst häufig auf der Blattoberseite. So erheben sich bei Burtonia die oben erwähnten warzigen Aussenwände noch vielfach zu hohen, massiven Papillen; niedere massive Papillen, welche von Reinke bereits als „Cuticularbuckeln" erwähnt und als Lichtreflektoren gedeutet werden, sind weiter bei vielen Daviesia- und bestimmten Gompholobium-Arten entwickelt, während sich die Jacksonia-, Isotropis- und der grösste Teil der Sphaerolobium-Arten durch glatte vorgewölbte Aussenwände auszeichnen. Durch die massiven Papillen wird, wie nach den Untersuchungen von Stahl[1]) beigefügt sein mag, der auffallende Wassertropfen durch Kapillarattraktion alsbald zu einer dünnen, rasch verdunstenden Wasserschicht ausgebreitet. Lange „fingerige" Papillen, an deren Bildung das Lumen der Epidermiszellen beteiligt ist, sind schliesslich in der unterseitigen Epidermis der Rollblätter der Burtonia-, Aotus-, Phyllota-, sowie bestimmter Gompholobium-Arten und von Sphaerolobium euchilus vorhanden. Sehr häufig füllen dieselben zufolge ihrer reichlichen Entwicklung die Furchen mehr oder weniger aus und bilden so den erwähnten, mit unbewaffnetem Auge sichtbaren Überzug, welcher die darunter liegenden Spaltöffnungen gegen die austrocknende Atmosphäre trefflich zu schützen vermag. Bei Burtonia scabra und Burt. villosa sind diese fingerigen Papillen

---

[1]) Stahl, Beitrag zur Pflanzenbiologie, in Annal. du Jardin Bot. de Buitenzorg 1893. Vol. XI, p. 114.

noch durch besondere, zur Blattfläche senkrecht stehende Cuticularleisten verbunden, so dass eine netzartige, über der Epidermis gelegene Kammerung zustande kommt, bei welcher die Papillen die Eckpfeiler der einzelnen, relativ hohen Kammern darstellen. Durch diese Einrichtung wird neben der Erfüllung der physiologischen Aufgabe des Transpirationsschutzes wesentlich auch das Prinzip der Festigung zur Geltung gebracht.

Über die Skulptur der Aussenwände, welche am besten in der Flächenansicht wahrgenommen wird, ist folgendes anzuführen. Sogenannte Körnelung der Cuticula durch Auflagerung kleiner Körnchen ist nur selten zu beobachten gewesen, gar nicht die gewöhnliche Streifung der Aussenwand, welche durch lamellöses Vorspringen der Cuticula bei vielen Pflanzen beobachtet wird, hingegen findet sich, wie schon oben bemerkt wurde, sehr oft auf der Oberseite der Rollblätter eine grobwarzige Verdickung der Cuticula, wobei eine grössere Zahl von Warzen der einzelnen Epidermiszelle zukommt. Durch dieses Strukturverhältnis sind die Gompholobium-, Burtonia- und Phyllota-, sowie bestimmte Aotus-Arten ausgezeichnet. Bei den Pflanzen mit stark verdickten Aussenwänden tritt weiter noch ein besonders bemerkenswertes Strukturverhältnis auf, das ich kurz als „innere Streifung“ bezw. „innere Punktierung“ bezeichnen will. In ähnlicher Weise, wie De Bary in seiner „Vergleichenden Anatomie“ (1877) für Ilex Aquifolium und andere Pflanzen beschrieben hat, treten in den in Rede stehenden Fällen Partien des inneren, aus Cellulose bestehenden Teiles der Aussenwand in den äusseren, cutinisierten Teil der Aussenwand in Form von Lamellen oder Zapfen ein und bewirken dadurch in der Flächenansicht die „innere Streifung“ bezw. „innere Punktierung“. Solche innere Streifungen, welche in der Flächenansicht mehr oder weniger parallel oder auch unregelmässig verlaufen, habe ich bei bestimmten Gompholobium-, Daviesia- und Aotus-Arten angetroffen; eine innere Punktierung selten, so bei Daviesia juncea und Dav. oppositifolia. Besondere Hervorhebung verdient die eigenartige Struktur der Papillen besitzenden Epidermiszellen von Burtonia conferta und Burt. scabra. Fadenförmige Fortsätze der Cellulosemembran dringen hier in Form eines Strahlenbüschels von der Mitte der Aussenwand in den cuticularisierten Membranteil ein. Beigefügt sei schliesslich, dass die in Rede stehende innere Streifung

oder Punktierung bei Arten der Gattungen Isotropis, Jacksonia, Sphaerolobium nicht beobachtet wurde.

Die Seitenwände der Epidermis sind im allgemeinen ziemlich dick und vielfach getüpfelt. Bei den Arten mit relativ wenig dicken Aussenwänden der Epidermiszellen sind auch die Seitenwände dementsprechend dünn, so namentlich bei den Isotropis-Arten und fast allgemein in der Epidermis der unterseitigen Furchen bei den Rollblättern.

Höheres Interesse hat die Beschaffenheit der Epidermis-Innenwände; dieselben sind vielfach verschleimt und dadurch zu besonderen Wasserspeichern umgewandelt. Die durch Verschleimung veränderte Innenmembran konnte in der Mehrzahl der Fälle schon auf dem Querschnitt durch ihre Struktur erkannt werden; in zweifelhaften Fällen wurde die bekannte Tuschreaktion zum Nachweis herangezogen. Es hat sich aus meinen Untersuchungen ergeben, dass bei Isotropis, Gompholobium, Jacksonia und Daviesia verschleimte Epidermisyellen fehlen, hingegen bestimmte Sphaerolobium- und Aotus-Arten, sowie die monotypische Gattung Viminaria und sämtliche untersuchten Burtonia- und Phyllota-Arten solche besitzen. Zu bemerken ist noch, dass das Vorkommen von Verschleimung meist Rollblättern zukommt und zwar deren Oberseite und Rändern.

Hypoderm bezw. hypodermartiges Gewebe findet sich bei der Mehrzahl der untersuchten Daviesia-Arten, und zwar allseitig unter der Epidermis. Der physiologische Wert dieses Gewebes bedarf keiner Erklärung; entbehrten doch die Arten der in Rede stehenden Gattung verschleimter Epidermiszellen, auch sind bei ihnen die Spaltöffnungen recht wenig geschützt; als Ersatz hierfür tritt die hypodermatische Zelllage auf. Typisch, d. h. in der Ausbildung der Epidermis ähnlich, doch grösserzellig als diese und mit mässig dicken, getüpfelten Wandungen versehen, ist dieses Hypoderm allerdings nur bei einigen Arten, nämlich Daviesia colletioides, Dav. incrassata und Dav. oppositifolia, bei einer stattlichen Reihe von Daviesia-Arten jedoch, bezüglich deren Aufzählung ich auf die anatomische Beschreibung der in Rede stehenden Gattung im speziellen Teil der Arbeit verweise, ist die äusserste Pallisadenzellenschicht hypodermartig verändert, indem die Zellen durch grössere Breite, stärkere Wandungen und minimalen Gehalt an Clorophyllkörnern vom übrigen Palissadengewebe sich unterscheiden. Liegt nun auch

die Vermutung nahe, dass das bei Dav. colletioides, Dav. incrassata und Dav. oppositifolia angetroffene typische Hypoderm aus Grundgewebe entstanden sei, so kann nach den gemachten Erfahrungen nur eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung sicheren Aufschlus hierüber geben.

Wenn schon die Epidermis mannigfache Anpassungen an die Standortsverhältnisse gezeigt hat, so werden wir bei der Besprechung der Spaltöffnungen, welche die eigentlichen Vermittler der Transpiration sind, besonders interessante Strukturverhältnisse antreffen.

Die Gestalt der Schliesszellen ist im allgemeinen kreisrund bis elliptisch und variiert je nach der Art. Ebenso schwanken die Grössenverhältnisse; bei den Rollblättern sind relativ kleine Schliesszellen die Regel. Was ihre Verteilung auf die Organoberfläche betrifft, so sind sie bei den Rollblättern, wie dies natürlich, auf den Teil der Epidermis beschränkt, welcher die unterseitigen Furchen auskleidet, bei fast allen anders geformten Assimilationsorganen, ob Blatt ob Axe, über das ganze Hautgewebe annähernd gleichmässig verteilt. Eine Ausnahme machen nur die breiten Blätter von Daviesia cordata, welche die Stomata auf der Blattunterseite tragen. In der Mehrzahl der Fälle zeigen die Spaltöffnungen in ihrer Gesamtzahl am Organ keine einheitliche Richtung, was in den Gattungs- und Artbeschreibungen kurz als „richtungslos" bezeichnet ist. Diese Lagerung der Stomata kommt hauptsächlich den Rollblättern zu, nämlich den Burtonia-, Aotus-, Phyllota-, sowie den Isotropis- und weiter bestimmten Gompholobium-, Daviesia- und Sphaerolobium-Arten. An den assimilierenden Axen sind die Stomata mit den Spalten gewöhnlich parallel zur Längsaxe des Sprosses gelagert, wie bei den blattlosen Jacksonia-, Sphaerolobium- und Daviesia-Arten, sowie bei bestimmten Gompholobium-Arten und bei Viminaria, oder ausnahmsweise mit den Spalten senkrecht zur Längsaxe, wie an dem gerillten Spross von Daviesia divaricata. Die zuletzt angeführte auffallende Lagerungsweise scheint mit dem zur Rillenbildung nötigen, stark tangantialen Flächenwachstum und jedenfalls auch mit der Xerophilie der Pflanze zusammenzuhängen. Wenn man, wie ich beifüge, die Liste der Pflanzenfamilien und Genera in Solereder, Syst. Anatomie, p. 915, überblickt, bei welchen analoges Verhalten, nämlich „Spaltöffnungen untereinander

parallel und quer zum Blattmittelnerven bezw. zur Längsrichtung der Axe" konstatiert ist, so findet man, dass die betreffenden Repräsentanten insgesamt Bewohner trockener Standorte (Wüsten-, Steppen- und Salzpflanzen, sowie Epiphyten) sind.

Ich komme nun auf die Lage der Stomata in Beziehung zu den angrenzenden Epidermiszellen zu sprechen und berücksichtige dabei gleichzeitig die Ausbildung der letzteren. Bei Isotropis, Viminaria und Daviesia liegen die Stomata ganz oder annähernd im Niveau der angrenzenden Epidermiszellen. Die Schliesszellenpaare sind bei Isotropis von gewöhnlichen, in Form und Ausbildung von den übrigen Epidermiszellen nicht abweichenden Nachbarzellen umgeben, bei Daviesia und Viminaria von solchen Zellen, die den übrigen Epidermiszellen sehr ähnlich, vielfach etwas kleiner sind als diese, und dann im speziellen Teil als nebenzellenähnliche Nachbarzellen angesprochen wurden. Gewöhnliche Nachbarzellen treffen wir auch bei den Rollblättern, also durchgehend bei den Gompholobium-, Burtonia-, Aotus-,[1]) Phyllota-Arten und Sphaerolobium euchilus. Die Schliesszellen sind bei diesen Gattungen zum Teil tief eingesenkt und von den Papillen der benachbarten Epidermiszellen mehr oder minder bedeckt. Bei den bisher genannten Gattungen, d. h. bei Isotropis, Viminaria, Daviesia, Gompholobium, Burtonia, Aotus und Phyllota ist die Zahl der die Schliesszellen umgebenden Nachbarzellen eine sehr wechselnde; doch herrscht die 3- bis 5-Zahl vor. Konstantere Verhältnisse treffen wir bei den meist blattlosen Sphaerolobium-Arten rücksichtlich der Stomata der Axenteile. Dieselben sind beträchtlich tief eingesenkt. Über den Schliesszellen befindet sich ein hoher, im Querschnitt trichterförmiger Kamin, dessen dicke Wandung von den in konstanter Dreizahl vorhandenen Nebenzellen gebildet wird, welche sich beträchtlich über das Schliesszellenpaar erheben und in der Flächenansicht einen kreisförmigen Wall über dem Spaltöffnungsapparat bilden. Bezüglich der mit Blättern versehenen Sphaerolobium-Arten sei beigefügt, dass die Stomata der Rollblätter von Sphaerolobium euchilus bereits ihre Besprechung fanden, und weiter, dass die Stomata der breiten Blätter von Sphaer. nudiflorum von 3—4 Nachbarzellen

[1]) Die breiten Blätter (nicht Rollblätter) von Aotus cordifolia haben Stomata, die gewöhnlich von zwei zum Spalte parallelen, unter sich ungleich grossen Nebenzellen begleitet sind.

umgeben sind, die sich von einander durch ihre verschiedene Grösse unterscheiden und dadurch nebenzellenartig erscheinen.

Ich gehe nun zur Besprechung der Spaltöffnungsapparate bei der Gattung Jacksonia über, welche bei dem grössten Teil der untersuchten Arten eine in biologischer Hinsicht höchst interessante Ausbildung zeigen. Es soll hier nur von der typischen Ausbildungsweise dieses Spaltöffnungsapparates die Rede sein; bezüglich der kleineren Verschiedenheiten bei den einzelnen Arten muss auf die anatomische Gattungs- oder Artdiagnose im speziellen Teil dieser Abhandlung verwiesen werden. Das parallel zur Längsrichtung des Sprosses gelagerte Schliesszellenpaar ist von zwei oder drei auffallend dünnwandigen Nebenzellen umgeben und mit diesen zusammen in ein tiefes, meist längliches und ziemlich schmales Grübchen der Epidermis eingesenkt. Dazu kommt, dass am Rande des Grübchens und zwar auf der dem Basalteil des Sprosses zugekehrten Seite ein Deckhaar derart inseriert ist, dass Grund- und Halszelle gleichsam einen Teil der Wandung des Grübchens bilden, während die aufsteigende, der Epidermis eng anliegende, dabei dünnwandige und weitlumige, lange Endzelle das Grübchen mitsamt dem darin liegenden Spaltöffnungsapparat vollständig überdeckt. Es ist klar, dass der durch den Spalt austretende Wasserdampf in dieser so sinnreich konstruierten Vorhalle der Spaltöffnungen längere Zeit zurückgehalten und dadurch das Nachdringen weiterer Mengen verhindert wird; das für die Pflanze so wertvolle Wasser gelangt auf diese Weise nur langsam in die Atmosphäre. Einige wenige Jacksonia-Arten haben nur schwach eingesenkte Schliesszellenpaare, welche von vier Nachbarzellen umgeben sind, von welchen je eine kleinere rechts und links parallel zum Spalte angelagert ist.

Im Anschluss an das Hautgewebe mögen die Trichome besprochen werden, weil sie ausschliesslich als Epidermoidalgebilde auftreten. Aussendrüsen fehlen vollständig, was insofern bemerkenswert erscheint, als dieselben für andere Papilionaceen Triben z. B. für die Phaseoleen konstatiert worden sind.

Was zunächst die Reichlichkeit der Behaarung bei den verschiedenen Gattungen betrifft, so ist dieselbe ziemlich stark bei Isotropis auf beiden Seiten der breiten Blätter, ebenso bei Aotus und Phyllota auf Ober- und Unterseite der Rollblätter, sehr reichlich und teilweise die Epidermis vollständig überdeckend bei Jacksonia,

spärlich und am Assimilationsorgan vielfach fehlend bei Gompholobium, Burtonia, Sphaerolobium, Viminaria und Daviesia; bei den letztgenannten Gattungen wurden deshalb vielfach die Haare der Axen bezw. der Kelchblätter zur Untersuchung herangezogen.

Die Trichome sind, ein paar Ausnahmen, auf welche ich zurückkomme, abgerechnet, einfache, einzellreihige, dreizellige Haare und besitzen dieselbe Struktur, welche für die Papilionaceen überhaupt charakterisisch ist. Dieses typische Papilionaceen-Haar gliedert sich deutlich in eine meist etwas dickwandige Grund- oder Basalzelle, welche gewöhnlich kleiner als eine Epidermiszelle der Umgebung ist, in eine kurze, englumige und dickwandige Hals- oder Stielzelle und in eine längere Endzelle. Da Grund- und Halszelle im allgemeinen wenige Unterschiede zeigten, so war die Beobachtung im wesentlichen auf die Endzelle gerichtet.

Bei Isotropis, Aotus und Phyllota, sowie bei bestimmten Gompholobium- und Burtonia-Arten ist die Endzelle des Trichoms infolge der gelenkartig ausgebildeten, mit schiefer Endfläche versehenen Halszelle der Organoberfläche mehr oder weniger anliegend, im allgemeinen lang, spitz auslaufend, mehr oder minder dickwandig und mässig englumig, hin und wieder auch durch feine körnige Punktierung der Wand ausgezeichnet. Zuweilen erheben sich die der Haarbasis zunächst liegenden Epidermiszellen nebenzellartig zu einem mehr oder weniger hohen Haarsockel, was namentlich für Aotus villosa charakteristich ist. Für die Jacksonia-Arten, deren Trichome zum Teil in Beziehung zu den oben beschriebenen, mit Spaltöffnungen versehenen Grübchen der Axenteile, zum Teil aber auch unabhängig von diesen vorkommen, ist die Struktur der Endzelle geradezu charakteristisch. Stets dünnwandig und weitlumig, der Epidermis eng anliegend, an der Spitze stumpf oder abgerundet verläuft sie parallel zur Längsaxe des Sprosses aufwärts und besitzt auf der der Spitze abgekehrten Seite dicht über der Halszelle eine sackartige Ausstülpung, welche je nach der Art sehr kurz bis annähernd so lang als der aufsteigende Teil sein kann, so dass in der Gattung, mitunter sogar bei derselben Art, alle Übergänge von der einarmigen, d. h. mit kurzer Aussackung versehenen bis zur annähernd gleich-zweiarmigen Endzelle angetroffen werden. Die Reichlichkeit, mit der die Trichome bei den Jacksonia-Arten auftreten, sowie die Länge und insbesondere die charakteristische

Insertion, Stellung und Struktur der Endzelle sind sichtliche Zeichen genug, dass die Trichome in den Dienst des Transpirationsschutzes gestellt sind.

Abweichungen von der typischen Haarstruktur kommen nur bei wenigen spärlich behaarten Arten vor und bestehen entweder in einer Reduktion des dreizelligen Trichoms auf einen nur ein- oder zweizelligen Haarkörper oder aber in der Entwicklung einfacher, dickwandiger, durch dünne Scheidewände in 4 bis 5 annähernd gleich lange Zellen geteilter Trichome. Letztere habe ich an den Axenteilen einiger Gompholobium-Arten angetroffen. Einzellige Trichome, welche, wie hervorgehoben werden muss, durch Übergänge mit Papillen verbunden sind, kommen nur an den Axen einiger Daviesia-Arten vor. Wo ich infolge der mangelnden Behaarung an Blatt und Axe die Kelchblatthaare untersuchte, traf ich dieselben zweizellig und dünnwandig, mit kurzer Stiel- und längerer Endzelle versehen an. Diesen Kelchblatthaaren schliessen sich noch die zweizelligen, ziemlich dickwandigen Trichome der Blätter von Gompholobium capitatum an, welche ungefähr in der Mitte durch eine dünne Querwand in zwei Zellen geteilt sind, von welchen die untere sich dadurch auszeichnet, dass kleine zapfenförmige Membranverdickungen ähnlich den bekannten der Wurzelhaare von Marchantia in das Lumen hineinragen.

Die eingangs besprochene Mannigfaltigkeit in den äusseren Formen der Assimilationsorgane (Blatt und Axe) entspricht auch eine Mannigfaltigkeit der inneren Struktur, und zwar sowohl rücksichtlich der Struktur der einzelnen Gewebe, welche die Assimilationsorgane zusammensetzen, als auch rücksichtlich der Anordnung dieser Gewebe. Im folgenden soll zunächst von der Anatomie der einzelnen Gewebe in Blatt und Axe, und zwar zuerst von den Formen des Grundgewebes und dann vom Stranggewebe, und im Anschluss daran von den verschiedenen Typen der Gewebeanordnung, deren fünf unterschieden werden, die Rede sein.

Das Palissadenparenchym bildet in Blatt und Axe das typische Assimilationsgewebe. Im Blatt ist es im allgemeinen viel reichlicher entwickelt, als das Schwammgewebe, und tritt sehr häufig auch auf der Blattunterseite auf, so dass das Schwammgewebe vielfach auf eine schmale Zone im Blattinnern beschränkt ist. Zentrischer Blattbau ist daher vorherrschend. Rücksichtlich der Struktur des

Palissadengewebes trifft man alle Übergänge von langgliedrigen und schmalen, besonders zur Assimilation geeigneten Palissadenzellen bis zu kurzen und breitgliedrigen an. Das lang- und schmalzellige Palissadenparenchym wird namentlich auf der Oberseite der Rollblätter, sowie in den Axen und vertikal gestellten Blättern angetroffen. Durch eine besondere Struktur ist das Palissadengewebe in den Axen der Sphaerolobium-Arten ausgezeichnet, indem die Zellen an ihren Längswänden kurze papillenartige, in Ein- bis Mehrzahl auftretende Ausbuchtungen besitzen, welche mit entsprechenden Ausstülpungen benachbarter Zellen in Verbindung treten, „konjugieren" („konjugiertes Parenchym" De Bary's). Diese auch von anderer Seite schon beobachtete Erscheinung bezweckt offenbar die Gewinnung von Raum für die wandständigen Chloroplasten. Erwähnenswert ist weiter noch, dass bei gewissen Gattungen, nämlich Aotus und Phyllota, Palissadenzellen des Blattes in grösserer oder geringerer Zahl sackförmig verbreitert sind und braunen, gerbstoffartigen Inhalt führen.

Das Schwammgewebe des Blattes ist fast stets wenig und nie typisch entwickelt. Typisch bifaziale Blätter mit oberseitigem Palissaden- und unterseitigem Schwammgewebe sind ziemlich selten und selbst bei diesen ist das Schwammgewebe nie mit grossen Intercellularen versehen. Diese schwache Entwicklung des Schwammgewebes entspricht ganz der xerophilen Natur der Blätter.

Eine weitere Besprechung erheischt das Markgewebe, bezw. das markähnliche Gewebe, welches in den assimilierenden Axen, in den Phyllokladien und auch in den vertikal gestellten Blättern nach innen vom Gefassbündelsytem angetroffen wird. Dasselbe ist stets grosszellig, dabei bald relativ dünnwandig und leer, bald mit dicken, getüpfelten Wänden versehen und dann vielfach grosskörnige Stärke speichernd.

Im Anschluss daran ist noch das aus isodiametrischen, meist ziemlich grossen und mässig dünnwandigen Zellen zusammengesetzte Grundparenchym anzuführen, welches in den assimilierenden Axen, Phyllokladien und vertikalen Blättern als Pericykel bezw. pericykelartiges Gewebe (Van Tieghem's peridesme) auftritt.

Was das Stranggewebe betrifft, so ist die Zusammensetzung und Struktur der leitenden Holz- und Bastelemente nicht in Betracht gezogen worden: die Verhältnisse sind zu variabel, als dass sie

für Untersuchungen vorliegender Art grossen Wert besässen, was übrigens auch von anderer Seite gelegentlich ähnlicher Arbeiten schon betont worden ist. Dagegen ist die Entwicklung und Ausbildung des mechanischen Gewebes von Belang. Dasselbe wird bei fast allen Arten von typischem Sklerenchym gebildet, d. h. von dickwandigen und englumigen Faserzellen, welche in meist kräftig entwickelten Gruppen oder Platten auf Holz- und Bastseite oder nur auf einer der beiden Seiten der Gefässbündel auftreten. Diese Sklerenchymgruppen sind eines der konstantesten Strukturverhältnisse bei den von mir untersuchten Podalyrieen; sie wurden bei fast allen Arten angetroffen, ausgenommen die Isotropis-Arten und Sphaerolobium nudiflorum. Eine Ausnahme in gewissem Sinne machen auch die Aotus- und Phyllota-Arten, insofern die Seitennerven ihrer Rollblätter relativ weitlumige, mässig dickwandige, ziemlich kurze, mehr parenchymatische Sklerenchymzellen enthalten, während jedoch in der Mittelrippe auch Gruppen typischer Sklerenchymfasern vorhanden sind. Rücksichtlich der häufig recht charakteristischen Anordnung der Sklerenchymfasergruppen wird im folgenden näher die Rede sein.

Nach diesem Überblick über die Struktur der Formen von Grund- und Stranggewebe soll nun ihre verschiedene Anordnung besprochen werden, wobei die Aufstellung von Typen eine übersichtliche Darstellung wesentlich fördern wird.

Der erste Typus umfasst nur ein kleines Kontingent ziemlich dünner und breiter Blätter mit bifazialem oder zentrischem Bau des Mesophylls. Es gehören hierher die Isotropis- und einzelne Arten verschiedener Gattungen, nämlich Gompholobium amplexicaule, Sphaerolobium nudiflorum nnd Aotus cordifolia. Palissaden- und Schwammparenchym ist je nach der Art verschieden entwickelt, die Gefässbündel sind normal gelagert. Dabei führen die Nervenleitbündel bei den Isotropis-Arten und bei Sphaerolobium nudiflorum kein oder nur ganz wenig Sklerenchym, bei Gompholobium amplexicaule stärkere Gruppen typischer Sklerenchymfasern, welche mehr oder weniger bis zur Epidermis vordringen, und bei Aotus cordifolia das oben beschriebene sklerotische Parenchym, welches bei dieser Art in reichlicher Entwicklung die beiderseitigen Epidermisplatten verbindet und so durchgehende Nerven bildet.

Der zweite weit allgemeinere Typus umfasst die Rollblätter

der Gompholobium-. Burtonia-, Aotus- und Phyllota-Arten, sowie von Sphaerolobium euchilus. Bei ihnen ist auf der Oberseite ein meist zwei-, seltener dreischichtiges, gewöhnlich schmalzelliges und ziemlich langgliedriges Palissadengewebe ausgebildet, welches nach den Rändern hin kürzergliedrig wird. Unterseits ist relativ wenig Schwammparenchym vorhanden, welches ziemlich dicht ist und dessen subepidermale Zelllage vielfach palissadenartige Ausbildung zeigt. Die Mittelrippe ist durch stark entwickelte Sklerenchymfasergruppen auf beiden Seiten kräftig ausgebildet. In den Seitennerven sind die Sklerenchymgruppen entsprechend schwächer entwickelt, und zwar bei den Gompholobium-, Aotus- und Phyllota-Arten (bei den beiden zuletzt genannten Gattungen sklerotisches Parenchym s. oben) auf der Holzseite stärker als auf der Bastseite, bei den Burtonia-Arten und Sphaerolobium euchilus überhaupt nur auf der Holzseite. Wenn in den Rollblättern das Sklerenchym auf der Holzseite der Gefässbündel, also nach der konvexen Oberseite hin, reichlicher auftritt als auf der Bastseite, so ist darin ein mechanisch-physiologischer Zweck, eine Art Gewölbebau im Zusammenhang mit der Umrollung der Blattränder zu erblicken.

Bei dem dritten Typus, der den annähernd horizontalen und breiten Blättern der Daviesia-Arten zukommt, ist das Mesophyll zentrisch gebaut. Die Mittelrippe besteht aus zwei mit ihren Holzteilen zusammenstossenden Gefässbündelsystemen. Diese Struktur kommt auch den Seitennerven zu, indem die Leitbündel im Querschnitt entweder in einer Reihe angeordnet und mit dem Xylem abwechselnd nach der einen und andern Blattseite gerichtet sind, oder aber in zwei Reihen, wobei die Leitbündel mit ihren Holzteilen sich zugekehrt sind, mitunter sich berühren können und dann mehr oder weniger durchgehende Nerven bilden. Sklerenchymfasern sind hier nur auf der Bastseite der Leitbündel in mehr oder minder starken Gruppen vorhanden, welche das Palissadengewebe oft beinahe bis zur Epidermis durchsetzen.

Der vierte Typus umfasst die echten Phyllokladien der Jacksonia-Arten. Subepidermal verläuft hier ein meist zweischichtiges, schmalzelliges Palissadengewebe. Die Mittelrippe ist aus einer Anzahl Gefässbündel gebildet, welche im Querschnitt zu einem Kreis oder zu einer Ellipse oder zu zwei Holzbastbögen mehr oder weniger zusammenschliessen und ein dickwandiges, Stärke speicherndes Mark

umgeben. Nach aussen von den Leitbündeln folgt in der Mittelrippe bis zum Palissadengewebe ein parenchymatischer Pericykel. Gleichbeschaffenes Parenchym ist auch in den seitlichen spreitenartigen Teilen des Phyllokladiums vorhanden und nimmt hier die Mitte zwischen den beiderseitigen Palissadenzellenschichten ein. In ihm verlaufen weitere isolierte Gefässbündel, welche im Querschnitt so ziemlich in eine Reihe angeordnet und mit den Holzteilen bald nach der einen bald nach der anderen Seite gerichtet sind. Die Sklerenchymgruppen sind wie beim vorigen Typus nur der Bastseite der Leitbündel angelagert und meist ziemlich stark entwickelt, das Palissadengewebe mehr oder weniger durchsetzend.

Der letzte Typus umfasst die rundlichen bis elliptischen assimilatorischen Zweige der blattarmen Jacksonia- und Daviesia-Arten, sowie die vertikalen Blätter bestimmter Daviesia-Arten. Das Querschnittszentrum ist von einem dickwandigen, teilweise Stärke speichernden Mark bezw. markartigen Gewebe eingenommen; dasselbe wird umgeben von einem rücksichtlich der Querschnittsform dem Umriss des Zweiges oder Blattes entsprechend gestalteten Leitbündelring, welcher durch grössere oder kleinere interfascikulare Gruppen englumiger und dickwandiger Holzfasern meist zusammenschliesst. Nach aussen folgt sodann ein mehrschichtiges Pericykelparenchym; in dasselbe sind die dem Weichbast angelagerten Sklerenchymfasergruppen eingebettet, sofern sie nicht in stärkeren Komplexen oder Platten das subepidermale Palissadengewebe bis hart zur Epidermis durchsetzen.

Dem zuletzt besprochenen fünften Typus schliesst sich eng die Struktur der assimilatorischen Zweige bei der monotypischen Gattung Viminaria und bei den blattlosen Sphaerolobium-Arten an. Bei Viminaria ist das Mark dünnwandig und das Pericykelparenchym zum Teil mit braunem Inhaltsstoff erfüllt. Bei den Sphaerolobium-Arten ist das Mark im Zentrum sehr grosszellig und leer, nach der Peripherie hin bedeutend kleinerzellig und Stärke speichernd, weiter ist hier das subepidermale Gewebe nicht gleichartig ausgebildet, besteht vielmehr zum Teil aus dünnwandigen, assimilierenden, zum Teil aus stärkerwandigen, von der Palissadenform mehr abweichenden, parenchymatischen Zellen oder Zellgruppen, welche beiderlei Gruppen im Querschnitt in tangentialer Richtung miteinander abwechseln. Die assimilierenden Zellgruppen sind in

Form von konjugiertem Parenchym ausgebildet, von dem schon bei der Besprechung des Palissadengewebes näher die Rede war, die stärkerwandigen, welche bei schwacher Vergrösserung im Flächenbilde den Fäden eines Netzes gleich das Assimilationsparenchym durchsetzen, führen vielfach Stärke und stellen die Verbindung zwischen Epidermis und Pericykel her. Reinke, dem schon diese eigentümliche Differenzierung des subepidermalen Gewebes aufgefallen ist, lässt es dahingestellt, ob diese stärkerwandigen Zellen der seitlichen Zuführung von Licht zum Assimilationsparenchym oder der Wasserspeicherung oder der Aufnahme der Assimilationsprodukte dienen mögen. Letztgenannte Funktion ist offenbar ihr hauptsächlichster Zweck, nachdem in ihnen thatsächlich grosskörnige Stärke konstatiert ist, und wahrscheinlich hängt damit auch der Umstand zusammen, dass die Stärkeablagerung im zentralen Markkörper auf dessen Peripherie sich beschränkt.

Am Schlusse des allgemeinen Teils habe ich noch die Exkret- und Sekretverhältnisse der von mir untersuchten Pflanzen zu besprechen. Innere Sekretorgane sind selten vorhanden. Dieselben wurden nur bei Aotus und Phyllota in Form von Idioblasten und zwar von sackartig erweiterten Palissadenzellen angetroffen, welche im trockenen Blatte mit einem braunen, gerbstoffhaltigen Inhalt erfüllt sind.

Oxalsaurer Kalk dagegen ist bei den von mir untersuchten Gattungen und Arten überall und fast ausschliesslich in Form der gewöhnlichen klinorhombischen Krystalle oder Zwillinge solcher ausgeschieden. Krystallnädelchen, welche bei anderen Podalyrieen zuweilen neben diesen gewöhnlichen Krystallen von anderer Seite angetroffen worden sind, habe ich nur äusserst selten beobachtet, niemals aber die übrigen besonderen Ausscheidungsformen des oxalsauren Kalkes, so namentlich die Drusen, deren Fehlen, wie schon oben erwähnt wurde, für die ganze Papilionaceenfamilie charakteristisch ist. Die grossen Einzelkrystalle finden sich vornehmlich in Begleitung des Sklerenchyms und zwar in reichlicher Menge, sog. Krystallkammerfasern ganz erfüllend. Ausserdem finden sie sich und zwar namentlich in Form von stäbchenartig gestalteten oder styloidenähnlichen Zwillingen hin und wieder im Palissadengewebe; die betreffenden Palissadenzellen sind an einer ihrer Schmalseiten, und zwar meist an der gegen das Blattinnere zugekehrten, stark verdickt, und in diese Wandverdickung ihrer Trägerzellen

sind die Zwillinge derart eingesetzt, dass ihr längster Parameter mit dem Längsdurchmesser der Palissadenzelle zusammenfällt.

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass in der Epidermis der Blätter von Phyllota barbata und Phyll. phylicoides krystallinische Massen von nicht näher gekannter chemischer Natur vorkommen.

Übersicht

über die bei den untersuchten Gattungen angetroffenen anatomischen Verhältnisse.

I. Epidermis.

Epidermiszellen allseitig gleichartig ausgebildet.

Isotropis, Jacksonia, Viminaria, Daviesia, die meisten Sphaerolobium-Arten.

Epidermiszellen verschiedenartig ausgebildet.

Gompholobium, Burtonia, Aotus, Phyllota, sowie Sphaerolobium euchilus.

Aussenwände der Epidermiszellen warzig verdickt.

Burtonia, Phyllota, sowie die meisten Gompholobium- und Aotus-Arten.

Aussenwände der Epidermiszellen glatt.

Isotropis, Jacksonia, Sphaerolobium, Viminaria, Daviesia, sowie bestimmte Gompholobium- und Aotus-Arten.

Aussenwände der Epidermiszellen mit massiven Papillen.

Burtonia, Daviesia, bestimmte Gompholobium-Arten.

Aussenwände der Epidermiszellen mit fingerigen Papillen.

Burtonia, Aotus, Phyllota, bestimmte Gompholobium-Arten und Sphaerolobium euchilus.

Epidermis-Innenwände verschleimt.

Burtonia, Viminaria, Phyllota, bestimmte Sphaerolobium- und Aotus-Arten.

Epidermis-Innenwände nicht verschleimt.

Isotropis, Gompholobium, Jacksonia, Daviesia, bestimmte Sphaerolobium- und Aotus-Arten.

II. Spaltöffnungen.

Spaltöffnungen richtungslos.

Isotropis, Burtonia, Aotus, Phyllota, bestimmte Gompholobium-, Sphaerolobium-, Daviesia-Arten.

Spaltöffnungen mit den Spalten parallel zur Längsrichtung des Sprosses.

Jacksonia, Viminaria, bestimmte Gompholobium-, Sphaerolobium- und Daviesia-Arten.

Spaltöffnungen mit den Spalten senkrecht zur Längsrichtung des Sprosses.

Daviesia divaricata.

Spaltöffnungen ganz oder annähernd im Niveau der Epidermis.

Isotropis, Viminaria, Daviesia, bestimmte Jacksonia-Arten und Sphaerolobium nudiflorum.

Spaltöffnungen eingesenkt.

Gompholobium, Burtonia, Aotus, Phyllota, die meisten Jacksonia- und Sphaerolobium-Arten.

Spaltöffnungen mit Nachbarzellen in unbestimmter Anzahl.

Isotropis, Gompholobium, Burtonia, Viminaria, Daviesia, Aotus, Phyllota und bestimmte Sphaerolobium-Arten.

Spaltöffnungen mit Nebenzellen in bestimmter Zahl und Ausbildung.

Jacksonia und die Mehrzahl der Sphaerolobium-Arten.

III. Gefässbündelsystem.

Leitbündel ohne oder mit ganz wenig Sklerenchym.

Isotropis und Sphaerolobium nudiflorum.

Leitbündel auf der Holzseite mit kräftigeren Sklerenchymgruppen als auf der Bastseite oder nur auf der Holzseite.

Gompholobium, Burtonia, Aotus, Phyllota und Sphaerolobium euchilus.

Leitbündel auf der Bastseite mit kräftigeren Sklerenchymgruppen als auf der Holzseite oder nur auf der Bastseite.

Jacksonia, Viminaria, Daviesia, die Mehrzahl der Sphaerolobium-Arten.

IV. Strukturtypen.

1. Normaler Blattbau.

Isotropis, Gompholobium amplexicaule, Sphaerolobium nudiflorum, Aotus cordifolia.

2. Gewölbebau im Zusammenhang mit der Umrollung der Blattränder nach der Unterseite. Mittelrippe stark, Seitennerven auf der Holzseite mit kräftigeren Sklerenchymgruppen als auf der Bastseite.

Burtonia, Phyllota, die meisten Gompholobium- und Aotus-Arten, sowie Sphaerolobium euchilus.

3. Leitbündelreihenstruktur. Blattbau zentrisch, Mittelrippe aus 2 mit den Holzteilen zusammenstossenden Gefässbündeln, Leitbündel der Spreitenhälften in 2 Reihen mit den Holzteilen sich zugekehrt oder in einer Reihe und dann mit den Holzteilen abwechselnd nach der einen und andern Blattseite gerichtet. Sklerenchym nur auf der Bastseite.

Bestimmte Daviesia-Arten mit horizontalen Blättern.

4. Phyllokladienstruktur. Mittelrippe aus einem ringförmigen Gefässbündelsystem, Gefässbündel der spreitenartigen Flügel isoliert, mit den Holzteilen abwechselnd nach der einen und andern Seite gerichtet. Sklerenchym auf der Bastseite.

Bestimmte Jacksonia-Arten.

5. Konzentrischer Bau. Im Zentrum Markgewebe, dann zusammenhängender Gefässbündelring, sodann Pericykelparenchym und nach aussen Palissadengewebe.

Viminaria, bestimmte Jacksonia-, Sphaerolobium- und Daviesia-Arten mit assimilatorischen Zweigen, sowie bestimmte Daviesia-Arten mit vertikal gestellten Blättern.

Übersicht
der untersuchten Gattungen nach dem System von Bentham-Hooken
Gen. plant. I. p. 468—470

	umfasst	untersucht wurden
13. Isotropis	10 Arten	3 Arten
14. Gompholobium	24 „	19 „
15. Burtonia	8 „	3 „
16. Jacksonia	37 „	22 „
17. Sphaerolobium	12 „	6 „
18. Viminaria	1 „	1 „
19. Daviesia	55 „	27 „
20. Aotus	11 „	7 „
21. Phyllota	9 „	2 „

Spezieller Teil.

Isotropis.

Die Arten der in Rede stehenden Gattung besitzen einfache, abwechselnd gestellte Blätter.

Als gemeinschaftliche anatomische Merkmale können folgende Ergebnisse der Untersuchungen angesehen werden: der dreizellige Bau der Trichome, das Fehlen von Drüsenhaaren und Sekretionsorganen und das Auftreten des oxalsauren Kalkes in Form grosser Einzelkrystalle.

Bezüglich der Blattstruktur ist folgendes erwähnenswert. Beide Blattseiten zeigen übereinstimmende Ausbildung zunächst rücksichtlich der Epidermiszellen, welche im allgemeinen relativ dünne Seitenwände und wenig dicke Aussenwände besitzen, sodann auch rücksichtlich der auf Blattober- und -Unterseite annähernd gleichmässig verteilten Spaltöffnungen, welche richtungslos gestellt und von gewöhnlichen Nachbarzellen umgeben sind. Verschleimung der Epidermis fehlt. Was die Nervatur betrifft, so ist hervorzuheben, dass die Gefässbündel nur von wenig oder keinem Sklerenchym begleitet sind. Dafür treten in ihrer Umgebung zahlreiche grosse Kalkoxalatkrystalle auf, bei I. atropurpurea und I. Forestii auch solche mit styloidenartiger Ausbildung ganz erheblich im Mesophyll. Die meist palissadenartig gestalteten Trägerzellen der

letzteren sind in der Regel an der einen Schmalseite stark verdickt, und in diese lokalen Zellwandverdickungen sind die stabförmigen Krystalle mit dem einen Ende eingebettet. Bei den die Gefässbündel umgebenden Krystallzellen sind die verdickten Wandteile dem Fibrovasalsystem zugekehrt. Die Trichome zeigen die gewöhnliche Struktur der Papilionaceen-Haare.

Isotropis atropurpurea F. v. Müll.

F. v. Müller, Süd-Australien.

Epidermiszellen beiderseits klein-polygonal mit relativ dünnen Seitenrändern und wenig dicken Aussenwänden. — Spaltöffnungen beiderseits, richtungslos, ziemlich klein mit vier bis mehr Nachbarzellen, etwas eingesenkt, bei hoher Einstellung daher mit mehrseitigem Umriss. — Blattbau zentrisch; Mesophyll im grossen und ganzen aus Palissadenparenchym bestehend, welches nach der Blattoberseite hin typischer ausgebildet ist. — Nerven mit wenig Sklerenchym. — Krystalle ziemlich zahlreich im Mesophyll und besonders in der Umgebung der Nerven, mässig gross, styloidenartig ausgebildet und mit dem einen Ende in die lokal verdickte Wand der Trägerzelle eingebettet. — Trichome beiderseits reichlich, dreizellig mit verhältnismässig grosser Grundzelle, kleiner Halszelle und mässig dickwandiger, ziemlich weitlumiger, spitzer Endzelle.

Isotropis Forestii F. v. Müll.

F. v. Müller, Australien.

Epidermiszellen beiderseits polygonal mit mässig dünnen Seitenrändern und wenig dicken Aussenwänden. — Spaltöffnungen ziemlich richtungslos, etwas eingesenkt, mit drei bis mehr Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe mässig langgliedrig, oberseits typischer als unterseits. — Nerven ohne Sklerenchym; Mittelnerv mässig kräftig entwickelt. — Krystalle wie bei I. atropurpurea. — Trichome dreizellig, mit nicht langer, zugespitzter, weitlumiger, mässig dickwandiger, der Epidermis angedrückter Endzelle.

Isotropis striata Benth.

F. v. Müller, Australien.

Epidermiszellen beiderseits in der Richtung der Blattmittelrippe gestreckt, ziemlich gross, mit wellig gebogenen Seitenrändern

und mässig dicken Aussenwänden. — Spaltöffnungen beiderseits, mit den Spalten parallel zur Mittelrippe gestellt, ziemlich gross, mit mehreren Nachbarzellen. — Blattbau annähernd bifazial. — Palissadengewebe zweischichtig, wenig typisch, aus breiten, relativ kurzen Zellen bestehend, mit Übergängen in das Schwammparenchym. — Schwammgewebe aus weitlumigen Zellen bestehend. — Nerven mit wenig Sklerenchym. — Krystalle als zahlreiche grosse Einzelkrystalle in der Umgebung der Gefässbündel. — Trichome beiderseits, dreizellig; Endzelle lang, der Epidermis angedrückt, ziemlich weitlumig und wenig dickwandig.

Gompholobium.

Die vorliegende Gattung umfasst Arten mit abwechselnd gestellten, meist gefingerten oder gefiederten, seltener einfachen Blättern. Die Blättchen sind vielfach klein, nadelförmig und an den Rändern nach unten mehr oder minder eingerollt; im Falle, dass die Blattränder stark umgerollt sind, zeigt der Blatt-Querschnitt einen hufeisenartigen Umriss mit der Konkavität nach unten; bei G. burtonioides und G. Shuttlewortii sind auf der Blattunterseite durch erhebliches Hervortreten der Mittelrippe zwei Rinnen statt einer vorhanden.

Als gemeinschaftliche anatomische Merkmale sind folgende hervorzuheben: der Mangel an Aussendrüsen, das Fehlen innerer Sekretbehälter, das reichliche und ausschliessliche Auftreten des oxalsauren Kalkes in Form der gewöhnlichen grossen Einzelkrystalle und dann auch die dickwandige und englumige Beschaffenheit der Sklerenchymfasern in den Nerven.

Bezüglich der Strukturverhältnisse im allgemeinen ist folgendes zu sagen. Die Epidermiszellen, bei sämtlichen Arten mit Ausnahme von G. amplexicaule in der Flächenansicht polygonal und dabei öfters in der Richtung der Längsaxe des Blattes gestreckt, sind auf der Oberseite meist gross und mit ziemlich dicken Seitenrändern und vielfach warzig verdickten oder massiv papillösen Aussenwänden versehen, während sie unterseits immer kleiner sind und dünnere Seitenränder und Aussenwände besitzen. Verschleimung der Epidermis fehlt. Die Spaltöffnungen, fast ausschliesslich auf die Blattunterseite beschränkt, sind im allgemeinen richtungslos, bei be-

stimmten Arten mit den Spalten parallel zur Mittelrippe gestellt, weiter meist eingesenkt und stets von gewöhnlichen, in Drei- bis Fünf-Zahl auftretenden Epidermiszellen umgeben. Weniger einheitlich ist der Bau des Mesophylls, derselbe variiert vom typisch bifazialen bis zum zentrischen. Bezüglich der Nervatur ist hervorzuheben, dass die Sklerenchymgruppen, welche, wie schon oben erwähnt, aus englumigen und dickwandigen Fasern bestehen, im Mittelnerv auf Holz- und Bastseite in gleicher Stärke, in den übrigen Nerven an den Holzteilen meist kräftiger entwickelt sind. Der oxalsaure Kalk in Form der grossen Einzelkrystalle begleitet in reichlicher Menge das Gefässbündelsystem. Die Behaarung der Blätter ist im allgemeinen eine spärliche. Es wurden daher bei der Mehrzahl der Arten die an den vegetativen Axen bezw. Kelchblättern auftretenden Trichome untersucht. Die Trichome zeigen bei der in Rede stehenden Gattung zum Teil eine Abweichung von dem gewöhnlichen Papilionaceen-Typus. Normale Trichome wurden an den Blättern von G. aristatum und G. tomentosum angetroffen. Die Trichome der Stengel zeichnen sich dadurch aus, dass der mit ziemlich dicker und gekörnelter Wand versehene Haarkörper durch feine Querwände in Abständen geteilt, also mehrzellig ist. Haare von ähnlicher Beschaffenheit wurden an den Blättern von G. capitatum beobachtet. Die Trichome der Kelchblätter sind zweizellig und mit kleiner Grundzelle und langer, schlauchförmiger, dünnwandiger Endzelle versehen.

Gompholobium amplexicaule Meissn.
F. v. Müller, Australien.

Blätter einfach.

Obere Epidermiszellen relativ gross mit schwach gebogenen, dicken, getüpfelten Seitenrändern und grobwarzig verdickten Aussenwänden, wobei viele Warzen auf eine Zellfläche kommen. Aussenwände bei tiefer Einstellung mit rissartig aussehenden Streifen. — Untere Epidermiszellen viel kleiner wie oberseits mit wellig gebogenen, nicht dicken Seitenrändern und wenig dicken Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, im Niveau der Epidermis, richtungslos mit meist drei Nachbarzellen. — Blattbau typisch bifazial. — Palissadengewebe einschichtig, breit- und langgliedrig. — Schwammgewebe ziemlich locker mit Intercellularen. — Nerven

auf Holz- und Bastseite mit dickwandigen und englumigen Sklerenchymfasergruppen. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle zahlreich in Begleitung der Nerven. — Trichome nur an den Kelchblatträndern, zweizellig, Endzelle lang, schlauchförmig und dünnwandig.

Gompholobium aristatum Benth.
Preiss Nro. 1199, Australien.

Blätter gefiedert, Blättchen schmal, an den Rändern wenig nach unten umgerollt.

Obere Epidermiszellen ziemlich gross, nach den Blatträndern hin kleiner werdend, in der Richtung der Längsaxe des Blattes gestreckt, mit ziemlich dicken, geraden Seitenrändern und warzig verdickten Aussenwänden. Untere Epidermiszellen etwas kleiner und im allgemeinen dünnerwandig wie obseits, nicht gestreckt. — Spaltöffnungen nur unterseits, richtungslos mit 3—4 Nachbarzellen. — Blattbau zum bifazialen Bau neigend. — Palissadengewebe zweischichtig; obere Schicht aus typisch lang gestreckten und schmalen, untere aus bedeutend kürzeren Zellen bestehend. — Schwammgewebe ziemlich dicht, unterste Zelllage palissadenartig ausgebildet. — Nerven-Mittelrippe auf Holz- und Bastseite mit gleich kräftigen Belegen aus dickwandigen und englumigen Sklerenchymfasern; in den übrigen Nerven letztere auf der Holzseite gleichfalls kräftig, auf der Bastseite nur schwach oder fehlend. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung der Leitbündel. — Trichome nur auf der Blattoberseite, normal dreizellig; Endzelle lang, zugespitzt mit dicker, gekörnelter Wandung.

Gompholobium burtonioides Meissn.
F. v. Müller, Australien.

Blätter gefiedert, Blättchen schmal, nadelförmig, mit den Rändern nach unten stark umgerollt. Auf der Unterseite verläuft zu beiden Seiten der stark hervortretenden Mittelrippe je eine tiefe Furche. Es ist im folgenden mit Rücksicht auf die verschiedenartige Ausbildung des Epidermis unterschieden zwischen „Oberseite“, „Ränder“, „Furchen“ und „der der Mittelrippe entsprechenden Partie der Unterseite.“

Epidermiszellen sämtlich mit geradlinigen Seitenrändern und dicken Aussenwänden. Letztere sind einmal dadurch ausgezeichnet,

dass der grösste Teil derselben cuticularisiert ist, und dann dadurch, dass die relativ dünne Cellulosemembran stellenweise in Form von Lamellen in den cuticularisierten Teil der Aussenwand eindringt, auf diese Weise die in der Flächenansicht bemerkbaren spaltenförmigen Stellen der Aussenwand veranlassend. — Die Epidermiszellen der Oberseite haben dicke, getüpfelte Seitenwände und ausserordentlich stark verdickte Aussenwände mit schwachen, massiven Papillen. — Die Epidermiszellen der Ränder und der der Mittelrippe entsprechenden Partie der Unterseite zeichnen sich durch weniger dicke Aussenwände, dafür durch erheblichere Papillenentwicklung und dann noch besonders dadurch aus, dass sie grösstenteils in der Längsrichtung des Blattes gestreckt und quer zu dieser Richtung durch eine bis meist mehrere dünne Vertikalwände in zwei bezw. meist mehr, ungefähr gleich grosse Abteilungen zerlegt sind. — Die Epidermiszellen der Furchen sind klein polygonal, nehmen allein die Spaltöffnungen zwischen sich und haben mässig dicke, aber deutlich papillöse Aussenwände. — Spaltöffnungen richtungslos, tief eingesenkt mit 4—5 Nachbarzellen. — Mesophyll. Unter der Epidermis der Oberseite 1—2schichtiges, z. T. langgliedriges Palissadengewebe; unter der Epidermis der Ränder kürzergliedrig werdend; unter der der Mittelrippe entsprechenden Partie der unterseitigen Epidermis breitgliedriges Palissadengewebe; unter der Epidermis der Furchen ziemlich lockeres Schwammparenchym — Nerven. In der Mittelrippe auf Holz- und Bastseite mächtige Belege aus dickwandigem und englumigem Sklerenchym, solches auch in den übrigen Nerven, doch nur auf der Holzseite kräftige Komplexe bildend. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblatträndern, wie bei G. amplexicaule.

Gompholobium capitatum R. Br.
F. v. Müller, Westaustralien.

Blätter gefiedert, Blättchen klein, nadelförmig, an den Rändern etwas nach unten eingerollt.

Obere Epidermiszellen ziemlich gross, in der Richtung des Mittelnerven gestreckt mit geraden, dicken Seitenrändern und mit grobwarzig verdickten Aussenwänden. — Untere Epidermiszellen etwas kleiner als oberseits mit ziemlich geraden, dicken Seiten-

rändern und mässig verdickten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, richtungslos, ziemlich tief eingesenkt, mit 3 bis 5 Nachbarzellen. — Blattblau bifazial. — Palissadengewebe einschichtig, typisch langgliedrig. — Schwammgewebe weitlumig, ziemlich locker. — Nerven. In dem Mittelnerv auf der Holz- und Bastseite englumiges und dickwandiges Sklerenchym gleich stark, in den übrigen Nerven solches auf der Holzseite viel kräftiger entwickelt als auf der Bastseite. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome an den Blättern, unterseits ziemlich reichlich, oberseits sehr spärlich. Haarkörper mässig weitlumig, mit ziemlich dicker und schwach gekörnelter Wand, nach unten zwiebelig sich erweiternd, eine Strecke weit über dem Basalteil durch eine dünne Querwand in zwei Zellen zerlegt; die untere derselben ist noch dadurch ausgezeichnet, dass von der Wand nach innen kleine zapfenförmige Membranverdickungen ähnlich den bekannten der Wurzelhaare von Marchantia entspringen.

Gompholobium glabratum DC.
Sieber No. 362, Nov. Holland.

Blätter gefiedert, Blättchen klein nadelförmig.

Obere Epidermiszellen relativ gross, in der Längsrichtung des Blattes etwas gestreckt mit mässig dicken, geraden, getüpfelten Seitenrändern und mit ziemlich dicken, in der Mitte der Zellfläche zu je einer niederen, massiven Papille vorgewölbten Aussenwänden. — Untere Epidermiszellen kleiner als die oberseitigen mit wenig dicken Seitenrändern und schwach vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnung nur unterseits, richtungslos, eingesenkt, mit meist drei, seltener mehr Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe oberseits zweischichtig, äussere Schicht längergliedrig als die untere; unterseits einschichtig, ziemlich kurzgliedrig. — Schwammgewebe ziemlich dicht. — Nerven. Dickwandiges und englumiges Sklerenchym in der Mittelrippe und den grösseren Seitennerven auf Holz- und Bastseite gleich kräftig, in den übrigen Nerven auf der Holzseite meist kräftiger entwickelt. Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblatträndern, zweizellig wie bei G. amplexicaule, Endzelle zuweilen etwas ausgebaucht.

Gompholobium grandiflorum Sm.
Sieber No. 358, Nov. Holland.

Blätter gefingert, Blättchen mässig lang, spitz.

Obere Epidermiszellen gross, in der Längsrichtung des Blattes gestreckt, mit geraden, dicken, getüpfelten Seitenrändern und stark verdickten, körnig punktierten Aussenwänden. — Untere Epidermiszellen etwas kleiner als die oberseitigen mit weniger dicken, ziemlich geraden, getüpfelten Seitenrändern und mässig dicken Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, ziemlich richtungslos, etwas eingesenkt, mit meist drei, selten mehr Nachbarzellen. — Blattbau annähernd bifazial. — Palissadengewebe einschichtig, langgliedrig. — Schwammgewebe ziemlich dicht, unterste Zelllage palissadenzellenartig ausgebildet. — Nerven. In fast sämtlichen Nerven auf der Holz- und Bastseite gleich kräftige Gruppen aus dickwandigem und englumigem Sklerenchym, in den beiden randständigen Nerven solches nur auf der Holzseite. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblatträndern, zweizellig wie bei G. amplexicaule.

Gompholobium grandiflorum Sm. var. setifolium DC.
Sieber, Nov. Holland.

Blatter gefingert, Blättchen klein, nadelförmig, mit den Rändern nach unten stark umgerollt.

Obere Epidermiszellen gross, mit geraden, ziemlich dicken Seitenrändern und mit sehr stark verdickten, durch papillenartige Höcker ausgezeichneten Aussenwänden. Linien und Gruppen von Scheintüpfeln in der Aussenwand durch Eindringen von Teilen der Cellulosemembran in den cuticularisierten Teil der Aussenwand veranlasst. — Untere Epidermiszellen kleiner wie oberseits, vielfach parallel zur Mittelrippe gestreckt, mit geraden, dünnen Seitenrändern und kaum verdickten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, mehr oder weniger parallel zur Mittelrippe gestreckt, ziemlich tief eingesenkt, mit drei bis vier Nachbarzellen. — Blattbau bifazial. — Palissadengewebe einschichtig, mässig langgliedrig und ziemlich breitzellig. — Schwammgewebe ziemlich locker. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in dem Mittelnerv auf Holz- und Bastseite gleich kräftig, in den übrigen Nerven auf der

Holzseite viel kräftiger entwickelt als auf der Bastseite; auf letzterer teilweise fehlend. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblättern, zweizellig, wie bei G. amplexicaule.

Gompholobium Hügelii Benth.
Gunn, Tasmania.

Blätter gefingert, Blättchen ziemlich schmal.

Obere Epidermiszellen mit geraden, ziemlich dicken, getüpfelten Seitenrändern und grobwarzigen, stark verdickten Aussenwänden. — Untere Epidermiszellen kleiner als die oberseitigen, mit schwach gebogenen, mässig dicken Seitenrändern und stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, richtungslos, mit drei bis vier, selten mehr Nachbarzellen; von diesen fast ganz bedeckt, so dass in der Flächenansicht nur der Spalt sichtbar ist, welcher zu dem Vorhof des Spaltöffnungsapparates führt. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe einschichtig, oberseits typisch langgliedrig, unterseits breit- und kurzgliedrig. — Schwammgewebe weitlumig, mässig locker. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in sämtlichen Nerven auf Holz- und Bastseite ungefähr gleich kräftig entwickelt. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblatträndern, zweizellig wie bei G. amplexicaule.

Gompholobium Hügelii Benth. var. leptophyllum Benth.
F. v. Müller, Australien.

Blätter gefingert, Blättchen schmal nadelförmig, an den Rändern nach unten etwas eingerollt.

Obere Epidermiszellen in der Längsrichtung des Blattes gestreckt, mit geraden, ziemlich dicken, getüpfelten Seitenrändern und verdickten, kleinwarzigen, vorgewölbten Aussenwänden. — Untere Epidermiszellen gestreckt wie die oberseitigen, doch etwas kleiner mit ziemlich geraden, wenig dicken Seitenrändern und mit mässig dicken, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, mit dem Spalte mehr oder weniger parallel zur Mittelrippe gestellt, ziemlich tief eingesenkt, mit meist drei, seltener mehr Nachbarzellen. — Blattbau bifazial. — Palissadengewebe ein- bis zweischichtig,

ziemlich langgliedrig und breitzellig. — Schwammgewebe mässig dicht. — Nerven auf Holz- und Bastseite mit gleich kräftigen Belegen aus dickwandigen und englumigen Sklerenchymfasern, besonders stark in der Mittelrippe. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblättern, zweizellig wie bei G. amplexicaule.

Gompholobium Knightianum Lindl.
F. v. Müller, Australien.

Blätter gefiedert, Blättchen ziemlich breit, länglich.

Obere Epidermiszllen gross mit geraden, ziemlich dicken und getüpfelten Seitenrändern und mit ziemlich stark verdickten, grobwarzigen Aussenwänden. — Untere Epidermiszellen etwas kleiner als die oberseitigen mit mässig dicken, geraden Seitenrändern und vorgewölbten, teilweise papillös verdeckten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, richtungslos, etwas eingesenkt, mit meist drei Nachbarzellen. — Blattbau zum zentrischen Bau neigend. — Palissadengewebe oberseits zweischichtig, schmalzellig, nicht sehr langgliedrig; unterseits einschichtig, breit- und kurzgliedrig. — Schwammgewebe mässig locker. — Nerven auf Holz- und Bastseite mit englumigem und dickwandigem Sklerenchym, besonders kräftige Belege in der Mittelrippe. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblättern, zweizellig, wie bei G. amplexicaule.

Gompholobium latifolium Sm.
Sieber, Nov. Holland.

Blätter gefingert, Blättchen ziemlich breit und gross.

Obere Epidermiszellen gross, in der Längsaxe des Blattes gestreckt, mit geraden, mässig dicken, getüpfelten Seitenrändern. Aussenwände ziemlich stark verdickt, schwach massiv papillös, an den Blatträndern deutlicher. — Untere Epidermiszellen im allgemeinen etwas kleiner als die oberseitigen; Seitenränder gerade, dünn; Aussenwände mässig dick, schwach körnig, etwas vorgewölbt. — Spaltöffnungen nur unterseits, ziemlich richtungslos, etwas eingesenkt, mit meist drei Nachbarzellen. — Blattbau bifazial. — Palissadengewebe einschichtig, ziemlich breitzellig. — Schwammgewebe ziemlich locker. — Nerven. Englumiges und dickwandiges

Sklerenchym in der Mittelrippe und den grösseren Seitennerven auf Holz- und Bastseite annähernd gleich stark, in den kleineren Seiten- und den beiden Randnerven ausschliesslich auf der Holzseite entwickelt. Von dem Sklerenchym der Nerven lösen sich stellenweise einzelne Fasern ab, welche eine kurze Strecke weit im Mesophyll verlaufen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblättern, zweizellig, wie bei G. amplexicaule.

Gompholobium marginatum R. Br.
F. v. Müller, Westaustralien.

Blätter gefingert, Blättchen ziemlich breit, länglich.

Obere Epidermiszellen gross mit geraden, dicken Seitenrändern, Aussenwände ziemlich stark verdickt mit kleinen warzenförmigen Erhebungen. — Untere Epidermiszellen etwas kleiner als die oberseitigen, mit geraden, wenig dicken, getüpfelten Seitenrändern und mässig dicken, etwas vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, richtungslos, eingesenkt, mit 3—4 Nachbarzellen, von diesen teilweise verdeckt. — Blattbau annähernd bifazial. — Palissadengewebe zweischichtig, typisch langgliedrig und schmalzellig. — Schwammgewebe ziemlich dicht; unterste Zelllage palissadenähnlich. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym auf Holz- und Bastseite in sämtlichen Nerven annähernd gleich stark entwickelt, ausgenommen die Randnerven, in denen Sklerenchym nur auf der Holzseite vorhanden als starke, im Querschnitt halbmondförmige Belege, mit der konvexen Seite den Rändern zu. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblättern, zweizellig, wie bei G. amplexicaule.

Gompholobium minus Sm.
Sieber Nro. 359, Nov. Holland.

Blätter gefingert, Blättchen schmal, nadelförmig mit nach unten stark umgerollten Rändern.

Obere Epidermiszellen relativ gross, in der Längsaxe des Blattes meist etwas gestreckt, mit geraden, mässig dicken, getüpfelten Seitenrändern und stark verdickten, grobwarzigen Aussenwänden. — Untere Epidermiszellen gestreckt wie die oberseitigen, doch etwas kleiner,

mit geraden, ziemlich dünnen Seitenrändern und mässig dicken, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, mehr oder weniger parallel zur Mittelrippe gestellt, ziemlich tief eingesenkt, mit meist drei, seltener vier Nachbarzellen. — Blattbau annähernd zentrisch. — Palissadengewebe einschichtig; unter der oberseitigen Epidermis typisch langgliedrig, an den Blatträndern und subepidermal unter der Mittelrippe kurzgliedrig, unter der übrigen unterseitigen Epidermis schwammgewebeähnlich ausgebildet. — Nerven. Englumige und dickwandige Sklerenchymfasern in der Mittelrippe auf Holz- und Bastseite gleich stark, in den übrigen Nerven auf der Holzseite stärker entwickelt als auf der Bastseite. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome am Stengel, nicht mit der gewöhnlichen Gliederung, vielmehr besitzt der Haarkörper eine ziemlich dicke, grobkörnige Längswand und ist durch dünne, meist in Mehrzahl vorhandene Querwände mehrzellig.

Gompholobium pinnatum Sm.
Weber Nro. 53, Australien.

Blätter gefiedert, Blättchen nadelförmig, mit nach unten sehr stark umgerollten Rändern.

Obere Epidermiszellen gross, in der Längsrichtung des Blattes gestreckt, mit geraden, ziemlich dicken, getüpfelten Seitenrändern und ziemlich starken, kleinwarzigen, verdickten Aussenwänden. — Untere Epidermiszellen kleiner und nicht gestreckt wie die oberseitigen, mit geraden, relativ dünnen Seitenrändern und mit wenig dicken, etwas vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, richtungslos, ziemlich tief eingesenkt, mit 3—4 Nachbarzellen. — Blattbau bifazial. — Palissadengewebe zweischichtig, obere Schicht typisch langgliedrig und schmalzellig, unten kürzergliedrig. — Schwammgewebe etwas lückig. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in sämtlichen Nerven auf der Holzseite kräftiger entwickelt als auf der Bastseite. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome am Stengel, rücksichtlich der Struktur wie bei G. minus.

Gompholobium polymorphum R. Br.
F. v. Müller, Westaustralien.

Blätter gefingert, Blättchen zum Teil linienförmig, zum Teil

ziemlich breit, lanzettlich, mit nach unten wenig umgerollten Rändern und mit unterseits schwach hervortretender Mittelrippe.

Obere Epidermiszellen gross, in der Längsaxe des Blattes gestreckt, mit geraden, ziemlich dicken Seitenrändern und stark verdickten, grobwarzigen Aussenwänden, die nur vereinzelt in papillenartige Fortsätze übergehen. — Untere Epidermiszellen kleiner als die oberseitigen, mit meist schwach gebogenen, mässig dünnen Seitenrändern und vorgewölbten, zum Teil papillös ausgebildeten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, richtungslos, ziemlich tief eingesenkt mit meist 4—5 Nachbarzellen. Bei den schmäleren Blattformen werden auch oberseits vereinzelte Stomata angetroffen, welche mit ihren Spalten meist ziemlich parallel zur Mittelrippe gestellt sind. — Blattbau bifazial. — Palissadengewebe zweischichtig, obere Schicht lang-, untere Schicht ziemlich kurzgliedrig. — Schwammgewebe mässig dicht. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in der Mittelrippe und den grösseren Seitennerven auf Holz- und Bastseite ungefähr gleich kräftig, in den übrigen Nerven auf der Holzseite kräftiger entwickelt als auf der Bastseite. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblättern, zweizellig, wie bei G. amplexicaule.

Gompholobium Shuttleworthii Meissn.
F. v. Müller, West-Australien.

Blätter gefiedert, Blättchen schmal nadelförmig und mit den Rändern nach unten stark umgerollt; auf der Unterseite verläuft zu beiden Seiten der vorspringenden Mittelrippe je eine tiefe, schmale Längsfurche. Die Epidermis ist, wie bei G. burtonioides, in die verschiedenen Partien unterschieden.

Sämtliche Epidermiszellen mit geraden Seitenrändern und vorgewölbten Aussenwänden. — Epidermiszellen der Oberseite mit ziemlich dicken Seitenrändern und schwach verdickten, kleinwarzigen Aussenwänden. — Epidermiszellen der Ränder und der der Mittelrippe entsprechenden Partie der Unterseite etwas kleiner als die oberseitigen, in der Längsrichtung des Blattes gestreckt mit ziemlich stark verdickten Aussenwänden. — Epidermiszellen der Furchen klein, mit relativ dünnen Seitenrändern und mit zu kräftigen, aber dünnwandigen Papillen sich erhebenden Aussenwänden. Am Ein-

gang zu den Furchen sind die Papillen fingerig entwickelt. — Blattbau. Unter der Epidermis der Oberseite und der Ränder zweischichtiges, ziemlich langgliedrigss Palissadengewebe, zwischen Mittelrippe und Unterseite zweischichtiges, ziemlich kurzgliedriges Palissadengewebe, sonst dichtes Schwammparenchym. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in der Mittelrippe auf Holz- und Bastseite gleich kräftig, in den übrigen Nerven ausschliesslich auf der Holzseite entwickelt. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome am Stengel, mehrzellig wie bei G. minus.

Gompholobium tomentosum Labill.
Preiss No. 1198, Nov. Holland.

Blätter gefiedert, Blättchen schmal, nadelförmig mit nach unten stark umgerollten Rändern.

Obere Epidermiszellen in der Längsrichtung des Blattes mehr oder weniger gestreckt, mit geraden, dicken Seitenrändern und sehr stark verdickten Aussenwänden. In den cuticularisierten Teil der letzteren tritt die dünne Cellulosewand vielfach in Form feiner Lamellen ein. Stellenweise, namentlich an den Blatträndern ist die Cuticula warzig verdickt. — Untere Epidermiszellen kleiner wie die oberseitigen, mit geraden, mässig dicken Seitenrändern und Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, richtungslos, ziemlich tief eingesenkt, mit mehreren Nachbarzellen. — Blattbau annähernd bifazial. — Palissadengewebe zweischichtig, ziemlich langgliedrig. — Schwammgewebe dicht; unterste Zelllage zum Teil palissadenzellenartig. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in der Mittelrippe auf Holz- und Bastseite gleich kräftig in den übrigen Nerven auf der Holzseite kräftiger entwickelt als auf der Bastseite. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündesystems. — Trichome am Blatt, oberseits sehr spärlich, unterseits reichlich, normal dreizellig, Endzelle mässig lang, zugespitzt, mit fein körniger Wandung.

Gompholobium venustum R. Br.
Göbel, Australien.

Blätter gefiedert, Blättchen schmal mit nach unten stark umgerollten Rändern.

Obere Epidermiszellen gross, in der Richtung der Längsaxe des Blattes gestreckt mit geraden, mässig dicken Seitenrändern und stark verdickten, grobwarzigen Aussenwänden. — Untere Epidermiszellen viel kleiner als die oberseitigen, mit ziemlich geraden, relativ dünnen Seitenrändern und wenig dicken Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, mit dem Spalte meist ziemlich parallel zur Längsaxe des Blattes gestellt, ziemlich tief eingesenkt, mit drei bis vier Nachbarzellen. — Blattbau bifazial. — Palissadengewebe zwei- bis dreischichtig; oberste Schicht schmalzellig und langgliedrig, die andern viel kürzergliedrig. — Schwammgewebe mässig locker. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in der Mittelrippe auf der Holzseite stärker entwickelt als auf der Bastseite, in den übrigen Nerven nur auf der Holzseite. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome am Stengel, mehrzellig wie bei G. minus.

Gompholobium virgatum Sieb.
Sieber No. 360, Nov. Holland.

Blätter gefingert, Blättchen ziemlich breit.

Obere Epidermiszellen in der Richtung der Längsaxe des Blattes gestreckt mit geraden, dicken, getüpfelten Seitenrändern und mit sehr stark verdickten, grobwarzigen, an den Blatträndern massiv papillösen Aussenwänden. — Untere Epidermiszellen gestreckt wie die oberseitigen, doch etwas kleiner, mit geraden, wenig dicken Seitenrändern und vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, mit dem Spalte parallel zur Längsaxe des Blattes gestellt, sehr tief eingesenkt, mit meist drei bis vier Nachbarzellen; Schliesszellenpaare ziemlich verdeckt. — Blattbau annähernd bifazial. — Palissadengewebe zweischichtig, nicht besonders langgliedrig. — Schwammgewebe mässig dicht; unterste Zelllage palissadenartig. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in der Mittelrippe und den grösseren Seitennerven auf Holz- und Bastseite annähernd gleich stark, in den übrigen Seitennerven auf der Holzseite kräftiger entwickelt als auf der Bastseite. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblättern, zweizellig, wie bei G. amplexicaule.

Burtonia.

Die Gattung Burtonia schliesst sich bezüglich der exomorphen Ausbildung der Blätter ihrer Arten eng an die vorhergehende an. Die Blätter bezw. Blättchen sind an ihren Rändern nach unten stark umgerollt; dabei tritt die Mittelrippe mehr oder weniger auf der Blattunterseite hervor, so dass auf dieser zwei parallel zur Mittelrippe verlaufende Längsfurchen vorhanden sind.

Als gemeinschaftliche anatomische Merkmale seien hervorgehoben: der Mangel an Aussendrüsen und inneren Sekretbehältern, der dreizellige Bau der Trichome an den Blättern, die reichliche und ausschliessliche Ausscheidung des oxalsauren Kalkes in Form grosser klinorhombischer Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems, und dann auch noch die dickwandige und englumige Beschaffenheit des kräftig entwickelten Sklerenchyms in den Nerven.

Was die Strukturverhältnisse im allgemeinen betrifft, so ist es mit Rücksicht auf die verschiedene, mit der speziellen Lage im Blatt zusammenhängende Ausbildung der Epidermis und des Mesophylls im folgenden notwendig, „Oberseite, Ränder, die der Mittelrippe entsprechende Partie der Unterseite und Furchen“ zu unterscheiden. Sämtliche Epidermiszellen haben in der Flächenansicht polygonale Gestalt. Auf der Oberseite sind sie gross und mit ziemlich dicken Seitenrändern und stark verdickten, körnigen oder warzigen Aussenwänden versehen, welche teilweise in massive kräftige Papillen ausgezogen sind. In den cutinisierten Teil der Aussenwand dringen Celluloseteile vielfach fadenartig in Form eines Strahlenbüschels ein, wodurch die in der Flächenansicht hervortretende, für die einzelne Art charakteristische Zeichnung der Aussenwand bedingt wird. Ähnlich verhalten sich auch die Epidermiszellen der Blattränder und der der Mittelrippe entsprechenden Partie der Unterseite. Die Epidermis der Oberseite und der Ränder zeichnet sich noch durch Verschleimung aus. Die Epidermiszellen der Furchen, welche allein die tief eingesenkten und von mehreren Nachbarzellen umgebenen Spaltöffnungen führen, sind klein und besitzen relativ dünne Seitenränder und mässig dicke, zu langen, fingerigen, nicht massiven Papillen ausgezogene Aussenwände. Diese Papillen sind bei B. scabra und B. villosa noch besonders dadurch ausgezeichnet, dass sie durch Cuticularleisten miteinander verbunden

sind. Dadurch kommt eine netzartige Kammerung zustande, bei welcher die Papillen die Eckpfeiler der einzelnen Kammern bilden. Das Mesophyll setzt sich zum grösseren Teil aus Palissadenparenchym zusammen, das unter der oberseitigen Epidermis typische Ausbildung zeigt. Unter der Epidermis der Furchen befindet sich etwas mässig lockeres Schwammparenchym. In den Nerven treten, wie schon oben erwähnt, kräftige Gruppen englumiger und dickwandiger Sklerenchymfasern auf, und zwar in der Mittelrippe auf Holz- und Bastseite, in den übrigen Nerven nur auf der Holzseite. Die Trichome sind, soweit sie an den Blättern angetroffen wurden, dreizellige Deckhaare vom Papilionaceen-Typus. Hier soll gleich bemerkt werden, dass bei B. scabra am Rande des Blattes vereinzelte Papillen zu langen einzelligen Haaren ausgewachsen sind. Bei B. conferta befinden sich nur an den Kelchblättern Haare, dieselben sind zweizellig, analog den Kelchblättern in der vorigen Gattung.

Burtonia conferta DC.
F. v. Müller, West-Australien.

Blätter einfach, nadelförmig, mit den Rändern nach unten stark umgerollt; auf der Unterseite verläuft eine tiefe Rinne, welche durch die ziemlich stark vorspringende Mittelrippe in zwei kleinere Furchen zerfällt.

Epidermiszellen der Oberseite und der Ränder gross, mit geraden, ziemlich dicken und getüpfelten Seitenrändern, mit verschleimten Innenwänden und mit stark verdickten, vorgewölbten, feinkörnigen Aussenwänden. Letztere mit rissförmigen Spalten, welche in der Flächenansicht als sternförmig gruppierte Streifen erscheinend ungefähr vom Zentrum des Zelllumens bis zu den Seitenrändern hin verlaufen. — Epidermiszellen der Furchen klein mit mässig dünnen Seitenrändern und Aussenwänden. — Epidermiszellen der der Mittelrippe entsprechenden Partie der Unterseite gross, mit mässig dicken Seitenrändern und zu langen Papillen ausgezogenen Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur in den Furchen, richtungslos, tief eingesenkt mit mehreren Nachbarzellen. — Mesophyll. Ein- bis zweischichtiges, mässig breitzelliges und ziemlich langgliedriges Palissadengewebe unter der Oberseite, typisch auch zwischen Mittelrippe und Unterseite, kurzgliedrig an den Rändern,

sonst Schwammparenchym. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in der Mittelrippe auf Holz- und Bastseite, und zwar auf ersterer kräftiger entwickelt als auf letzterer, in den übrigen Nerven nur auf der Holzseite vorhanden. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Kelchblättern, zweizellig; Grundzelle kurz, Endzelle ziemlich lang, dünnwandig und gegen die Spitze hin oft keulenförmig erweitert.

Burtonia scabra R. Br.
F. v. Müller, West-Australien.

Blätter gefingert, Blättchen klein, nadelförmig mit nach unten stark eingerollten Rändern; auf der Unterseite verläuft zu beiden Seiten der stark hervortretenden Mittelrippe je eine tiefe Furche.

Epidermiszellen der Oberseite gross, in der Richtung der Längsaxe des Blattes etwas gestreckt; Seitenränder geradlinig und ziemlich dick, Innenwände fast ausnahmslos verschleimt, Aussenwände sehr stark verdickt, grobwarzig und grossenteils in der Mitte mit massiven, hohen Papillen versehen, in welche zahlreiche, äusserst feine, fadenförmige, Cellulosefortsätze strahlbüschelartig eindringen: in der Flächenansicht daher die Mitte der papillösen Aussenwand mit feiner, sternförmiger Zeichnung. Die Papillen der Oberseite sind schon mit freiem Auge als körnige, die folia scraba bedingende Punkte sichtbar. — Epidermiszellen der Blattränder und der der Mittelrippe entsprechenden Partie der Unterseite ähnlich wie die oberseitigen, doch erheblich stärker gestreckt. — Epidermiszellen der Furchen klein mit dünnen Seitenrändern und mit Aussenwänden, welche zu langen, fingerigen, mässig dickwandigen und ziemlich englumigen Papillen ausgezogen sind. Diese Papillen sind durch Cuticularleisten netzartig miteinander verbunden. — Mesophyll. Einschichtiges, ziemlich schmalzelliges und langgliedriges Palissadenparenchym unter der Oberseite; kürzergliedriges an den Rändern; breit- und kurzgliedriges zwischen Mittelrippe und Unterseite; sonst ziemlich weitlumiges Schwammparenchym. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in der Mittelrippe auf Holz- und Bastseite kräftig entwickelt, in den übrigen Nerven ausschliesslich auf der Holzseite. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome

ziemlich spärlich, dreizellig, Endzelle lang, zugespitzt mit ziemlich dicker, gekörnelter Wand. An den Blatträndern hin und wieder einzellige, aus Papillen hervorgegangene Haare.

Burtonia villosa Meissn.
F. v. Müller, West-Australien.

Blätter gefingert, Blättchen klein, nadelförmig mit nach unten stark eingerollten Rändern; die Mittelrippe tritt auf der Unterseite nicht stark hervor.

Epidermiszellen der Oberseite gross, mit geraden, ziemlich dicken Seitenrändern und stark verdickten, grobwarzigen Aussenwänden. Innenwände in der Mehrzahl verschleimt. — Epidermiszellen der Blattränder bezüglich ihrer Struktur gleich beschaffen wie die oberseitigen, doch in der Richtung der Längsaxe des Blattes erheblich stark gestreckt. — Epidermiszellen der der Mittelrippe entsprechenden Partie der Unterseite gestreckt wie die der Blattränder, doch mit ziemlich glatten, vorgewölbten Aussenwänden. Epidermiszellen der Furchen klein mit relativ dünnen Seitenrändern nnd Aussenwänden, welche zu langen, mässig dickwandigen und ziemlich englumigen Papillen ausgezogen sind. Diese Papillen sind durch Cuticularleisten netzartig miteinander verbunden. — Spaltöffnungen nur in den Furchen, richtungslos, ziemlich tief eingesenkt, mit 4—5 Nachbarzellen. — Mesophyll. Ein- bis zweischichtiges, typisch schmalzelliges Palissadenparenchym auf der Oberseite; ziemlich breitzelliges und kurzgliedriges an den Rändern; ähnliches zwischen Mittelrippe und Unterseite; sonst lockeres Schwammparenchym. — Nerven. Englumiges und dickwandiges Sklerenchym in der Mittelrippe auf Holz- und Bastseite gleich kräftig entwickelt, in den übrigen Nerven ausschliesslich auf der Holzseite. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome zahlreich auf der Blattoberseite, dreizellig, Endzelle lang, spitz, mit ziemlich dicker Wand.

Jacksonia.

Die Arten der Gattung Jacksonia sind blattlose Sträucher oder Halbsträucher. Die als Assimilationsorgane ausgebildeten

Zweige, welche zur Untersuchung gelangten, sind teils flach, dabei entweder nur schmal bandförmig oder echte Phyllokladien, teils rundlich, und dann binsenförmig oder kantig.

Was zunächst die gemeinschaftlichen anatomischen Merkmale betrifft, so ist zu erwähnen: das Auftreten der gewöhnlichen dreizelligen Papilionaceenhaare (mit einarmiger oder zweiarmiger Endzelle), das Fehlen von Aussendrüsen, der Spaltöffnungstypus, indem sich an die Schliesszellenpaare rechts und links je eine parallel zum Spalte gerichtete Nebenzelle anlagert, der Mangel an inneren Sekretionsorganen, die reichliche und ausschliessliche Ausscheidung des oxalsauren Kalkes in Form der gewöhnlichen grossen Einzelkrystalle in der Umgebung des Gefässbündelsystems, schliesslich auch die kräftige Entwicklung von dickwandigem und englumigem Hartbast.

Bezüglich weiterer, für die Gattung zum Teil nicht minder wichtiger Strukturverhältnisse kommt zunächst das Hautgewebe in Betracht. Die Epidermiszellen sind in der Flächenansicht polygonal, dabei vielfach in der Richtung der Längsaxe des Sprosses gestreckt und bei bestimmten Arten auf dem Querschnitt durch eine stärkere Entwicklung der Höhendimension ausgezeichnet; die Seitenränder sind ziemlich dick, die Aussenwände mehr oder weniger stark verdickt, meist vorgewölbt und ziemlich glatt. Papillen und verschleimte Innenwände fehlen. Die Spaltöffnungen sind bei allen Arten, ausgenommen J. densiflora, mit den Spalten parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt. Rücksichtliche Lage, Zahl und Struktur der Nebenzellen können die untersuchten Arten in zwei Gruppen geschieden werden. Bei der einen, an Zahl der Arten gegenüber der andern beträchtlich kleineren Gruppe[1]) sind die Stomata durch den Besitz von vier Nachbarzellen ausgezeichnet, von welchen die zwei parallel zu den Spalten gelegenen bedeutend kleiner als die andern, daher nebenzellenartig ausgebildet sind. Die Schliesszellenpaare sind dabei nur schwach oder nicht eingesenkt. Die andere, weitaus grössere Gruppe, welche von den übrigen 16 untersuchten Arten[2]) gebildet wird, ist in hervorragender Weise dadurch

[1]) Hieher gehören J. carduacea, J. furcellata, J. ramosissima, J. restioides, J. Sternbergiana und J. thesioides.

[2]) Diese sind J. alata, J. angulata, J. compressa, J. cupulifera, J. densiflora, J. dilatata, J, floribunda, J. hakeoides, J. horrida, J. Lehmanni, J. pteroclada, J. racemosa, J. scoparia, J. spinosa, J. Stackhousii, J. umbellata.

gekennzeichnet, dass der Spaltöffnungsapparat, nämlich die Schliesszellenpaare mit ihren Nebenzellen, in mehr oder minder tiefe Grübchen der Epidermis eingesenkt sind. Die Nebenzellen bei diesen Arten sind dünnwandig und entweder in der Zweizahl mit paralleler Lage zum Spalte oder in der Dreizahl vorhanden, indem dann noch eine dritte quer zur Spaltrichtung gerichtete Nebenzelle auf der dem Basalteil des Sprosses zugekehrten Seite angelagert ist. Dabei können zwei und drei Nebenzellen auf der gleichen Blattfläche vorkommen, wie bei J. compressa, J. hakeoides etc., oder es ist die Zahl der Nebenzellen für die betreffende Art eine bestimmte, so die Zweizahl bei J. pteroclada, J. racemosa etc., die Dreizahl bei J. alata, J. horrida, J. Stackhousii etc. Als eine besondere Eigentümlichkeit des in Rede stehenden Spaltöffnungstypus ist noch anzuführen, dass am Rande der Grübchen und zwar auf der dem Basalteile des Sprosses zugekehrten Seite fast immer je ein Trichom inseriert ist, welches mit der der Epidermis dicht anliegenden, aufsteigenden Endzelle den Spaltöffnungsapparat mehr oder weniger vollständig überdeckt. Um nun gleich zu den Deckhaaren überzugehen, welche bei bestimmten Arten auch unabhängig von den Spaltöffnungsgrübchen und auch bei den Arten ohne Spaltöffnungsgrübchen (mit einziger Ausnahme von J. Sternbergiana) auftreten, so ist anzuführen, dass die dem Organ angedrückte Endzelle dünnwandig und weitlumig, meist lang und stumpf oder zugespitzt ist und an ihrer Basis eine sehr schwache bis lange Aussackung nach der der Haarspitze abgekehrten Seite zeigt. So finden sich bei bestimmten Arten entweder einarmige oder ungleich zweiarmige bis gleicharmige Endzellen oder seltener auch alle diese Formen der Endzelle nebeneinander bei derselben Art.

Was nun das Grundgewebe und das Leitbündelsystem anlangt, so hängt die Struktur beider mit dem Umriss des Sprosses zusammen. Es sollen deshalb zunächst die Phyllokladien für sich und dann die im Querschnitt rundlichen bis elliptischen, öfters mit Kanten versehenen Zweige besprochen werden. Dabei sind, wie gleich bemerkt sein mag, Übergangsformen zwischen beiden vorhanden. Beiden Typen gemeinsam ist der subepidermale, zweischichtige, schmalgliedrige Palissadenzellenmantel. In den Phyllokladien ist die Mittelrippe aus einer Anzahl Gefässbündel gebildet, welche im Querschnitt zu einem Kreis oder einer Ellipse oder auch zu zwei

Holzbastbögen mehr oder weniger zusammenschliessen und ein grosszelliges, durch Verdickung der Zellwände ausgezeichnetes, Stärke speicherndes Markgewebe umgeben. Nach aussen von den Leitbündeln folgt in der Mittelrippe ein aus meist wenigen Schichten isodiametrischer Zellen bestehendes Grundparenchym. Gleichbeschaffenes Grundgewebe findet sich in den spreitenartigen Teilen des Phyllokladiums und nimmt hier die Mitte zwischen den beiderseitigen Palissadenzellenschichten ein. In diesem Grundparenchym der Spreiten verlaufen noch isolierte Leitbündel, welche mehr oder weniger auf eine Fläche zusammengedrückt erscheinen und daher im Querschnitt mit ihren Holzteilen bald nach der einen bald nach der andern Flachseite gerichtet sind. Die dem Weichbast angelagerten Hartbastgruppen liegen zum Teil ganz im Grundgewebe, zum Teil durchsetzen sie je nach der Stärke ihrer Entwicklung mehr oder weniger das Assimilationsparenchym. Letzteres gilt namentlich von den Sklerenchymgruppen der Leitbündel in der Mittelrippe und an den Rändern des Phyllokladiums. Bei dem zweiten Typus, der, wie schon oben bemerkt, die im Querschnitt rundlichen oder elliptischen Zweige umfasst, ist das Querschnittszentrum von einem grosszelligen, durch starke Verdickung und Tüpfelung der Zellwände ausgezeichneten, Stärke speichernden Markkörper eingenommen, der öfters erhebliche Grösse besitzt. Das Mark wird umgeben von einem rücksichtlich der Querschnittsform dem Umriss des Zweiges entsprechenden Leitbündelring, welcher durch englumige und dickwandige Holzfasergruppen meist zusammenschliesst. Nach aussen folgt sodann ein meist mehrschichtiger, parenchymatischer Pericykel; in diesem sind die dem Weichbast der Leitbündel vorgelagerten Hartbastgruppen eingebettet, sofern diese nicht in stärkeren Gruppen oder Platten das subepidermale Assimilationsparenchym bis zur Epidermis durchsetzen. In letzterem Fall sind diese Bastfasergruppen noch mit der äussersten Zellschicht des Pericykels umkleidet und die zwischen Epidermis und Hartbast befindliche parenchymatische Zelllage ist mehr oder weniger sklerosiert.

Jacksonia alata Benth.
Drummond, Australien.

Zweige bandartig geflügelt, im Querschnitt länglich elliptisch, 0,65 mm dick, 1,7 mm breit.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Sprosses mässig gestreckt mit geraden, ziemlich dicken Seitenrändern und mit stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen mässig gross, parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt mit drei dünnwandigen Nebenzellen in tiefen, länglichen Grübchen, welche von je einem Haare überdeckt sind. — Bau. In der Mitte des Querschnitts ein kräftiger, ovaler Gefässbündelcylinder aus wenigen durch Interfascicularholz verbundenen Leitbündeln. Davon umschlossen im Zentrum weitlumiges, durch Verdickung und Tüpfelung der Zellwände ausgezeichnetes Mark, welches grosskörnige Stärke führt. Subepidermal, zweischichtiges, schmalzelliges Palissadenparenchym; der übrige Teil des Querschnitts wird von einem ziemlich dichten, weitlumigen Grundgewebe eingenommen, welches in der Mitte den oben beschriebenen Leitbündelcylinder umgiebt und in den Flügelhälften die Palissadenschichten von einander trennend noch weitere einzelne Nervenleitbündel enthält. Sämtliche Gefässbündel mit mässig kräftig entwickelten Hartbastgruppen, welche im Grundparenchym liegen und an das Palissadengewebe grenzen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung der Sklerenchymgruppen, vielfach auch im Grundparenchym. — Trichome nur an den Grübchen inseriert, in welchen die Spaltöffnungen liegen; dreizellig; Endzelle sehr ungleich zweiarmig. Der sehr kurze Arm sackartig stumpf, der lange ziemlich spitz auslaufend und das Spaltöffnungsgrübchen überdeckend.

Jacksonia angulata Benth.
F. v. Müller, W.-Australien.

Zweig fadenförmig, im Querschnitt polygonal, fünfseitig, Durchmesser der Dicke 0,85 mm.

Epidermiszellen relativ klein mit geraden, dicken, getüpfelten Seitenrändern und mit sehr stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt und mit zwei (sehr selten mit drei) kleineren, dünnwandigen Nebenzellen in ziemlich tiefen Grübchen; diese mit je einem Trichom. — Mark ziemlich grosszellig, mit stark verdickten und getüpfelten Zellwänden. Gefässbündelring durch sklerosiertes Interfascicularholz zu einem Kreise zusammenschliessend; die den fünf Kanten des Zweiges entsprechenden kräftigeren Gefässbündel mit stark

entwickelten Hartbastplatten, welche T-trägerformähnlich bis hart zur Epidermis vorgeschoben sind. Pericykel mehrschichtig, weitlumig, etwas collenchymatisch ausgebildet. Subepidermales Palissadengewebe zweischichtig, schmalzellig. — Krystalle. Sehr grosse Einzelkrystalle zahlreich in Begleitung der Hartbastgruppen, häufig auch im Pericykel. — Trichome nur an den Spaltöffnungsgrübchen, dreizellig, Endzelle weitlumig und dünnwandig, ungleich zweiarmig; der kurze Arm stumpf, der lange spitz auslaufend.

Jacksonia carduacea Meissn.
F. v. Müller, W.-Australien.

Phyllokladien, 0,4 mm dick, 0,5 cm breit.

Epidermiszellen mit geraden, mässig dicken Seitenrändern und mit stark verdickten, etwas vorgewölbten Aussenwänden mit innerer Streifung. — Spaltöffnungen mehr oder weniger parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit vier Nachbarzellen, von welchen die zwei je rechts und links vom Spalte gelegenen kleiner als die übrigen, daher nebenzellenartig ausgebildet sind. Schliesszellen schwach eingesenkt. — Bau. Subepidermal zweischichtiges, typisches Palissadengewebe; in der Mitte des Querschnitts wenige Zelllagen schwammparenchymartigen Grundgewebes. In diesem verlaufen die Gefässbündel derart, dass sie im Querschnitt annähernd in einer Linie angeordnet und mit den Vasalteilen abwechselnd der einen und andern Flachseite zugekehrt sind. Die Mittelrippe besteht aus zwei mit ihren Holzteilen sich zugekehrten Gefässbündelsystemen in der Mitte mit wenigen dickerwandigen Markzellen. Sämtliche Gefässbündel mit kräftigen Hartbastgruppen, welche teilweise das Palissadengewebe bis zur Epidermis durchsetzen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome unregelmässig zerstreut, dreizellig, Endzelle weitlumig, sehr ungleich, zweiarmig; der kurze Arm stumpf abgerundet, der lange, aufsteigende spitz.

Jacksonia compressa Turcz.
F. v. Müller, W.-Australien.

Zweig bandartig, im Querschnitt oval, 1,05 mm dick, 3,2 mm breit.

Epidermiszellen in der Längsaxe des Sprosses teilweise etwas gestreckt mit geraden, dicken Seitenrändern und ziemlich stark

verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit zwei oder drei kleineren dünnwandigen Nebenzellen in mässig tiefen Grübchen; diese meist mit Deckhaaren. — Bau. Im Zentrum ziemlich stark sklerosiertes, stärkespeicherndes Mark, im Anschluss hieran die Leitbündel in zwei Holzbastbögen, welche mit viel sklerosierten Holzfasern versehen und von einreihigen Markstrahlen durchsetzt sind. Nach aussen folgt dann mehrschichtiges, grosszelliges Pericykelgewebe, in welchem die den Weichbastteilen der Leitbündel angelagerten kleineren Hartbastgruppen verlaufen. Einige kräftig entwickelte Sklerenchymgruppen durchsetzen das subepidermale zweischichtige Palissadengewebe bis zur Epidermis. Die kurzen Flügelhälften des Zweiges werden im wesentlichen aus dem subepidermalen Assimilationsparenchym und in der Mitte aus weitlumigem Grundgewebe gebildet; in diesem verläuft in den beiden äussersten Kanten des Zweiges je ein Leitbündel mit kräftigem, bis zur Epidermis vorgeschobenem Randbast. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome meist an den Spaltöffnungsgrübchen, hin und wieder auch unabhängig von diesen inseriert, dreizellig, Endzelle weitlumig, ungleich zweiarmig; der kürzere Arm abgerundet, der längere, aufsteigende spitz.

Jacksonia cupulifera Meissn.
F. v. Müller, W.-Australien.

Zweig rundlich, im Querschnitt polygonal fünfseitig, Dickendurchmesser 0,9 mm.

Epidermiszellen ziemlich klein in der Längsrichtung des Sprosses mehr oder weniger gestreckt mit mässig dicken Seitenrändern und mit ziemlich stark verdickten vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen relativ klein, parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt mit zwei ziemlich kleinen, dünnwandigen Nebenzellen in sehr tiefen Grübchen, diese mit Deckhaaren. — Mark ziemlich grosszellig, dickwandig, Stärke führend. — Gefässbündel durch reichlich entwickeltes Interfasciculargewebe zu einem Kreis zusammenschliessend mit Hartbastgruppen, welche bei den den fünf Kanten des Zweiges entsprechenden Leitbündeln besonders kräftig entwickelt sind und das Palissadengewebe bis zur Epidermis durchsetzen. Nach aussen vom Leitbündelring weitlumiges, ziemlich dickwandiges Pericykel-

gewebe und schliesslich subepidermal zweischichtiges, schmalzelliges und langgliedriges Palissadenparenchym. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle ziemlich zahlreich in Begleitung des Hartbastes, häufig auch im Grundparenchym zerstreut. — Trichome zum Teil an den Grübchen, zum Teil auch unabhängig von diesen inseriert, dreizellig, Endzelle dünnwandig und weitlumig, sehr ungleich zweiarmig, mit spitzem, langem und stumpfem, sehr kurzem Arme.

Jacksonia densiflora Benth.
F. v. Müller, W.-Australien.

Phyllokladien 0,4 mm dick, ca. 1 cm breit.

Epidermiszellen mit ziemlich geraden, mässig dicken, getüpfelten Seitenrändern und wenig verdickten, etwas vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen ziemlich richtungslos, mit meist zwei, seltener drei dünnwandigen Nebenzellen in tiefen Grübchen; zuweilen mehrere Stomata zugleich mit ihren Nebenzellen in einem Grübchen; diese mit Deckhaaren. — Bau. Subepidermal zweischichtiges, typisches Palissadengewebe. Mittelrippe zusammengesetzt aus einem zentrischen, markartigen Grundgewebe, welches durch erhebliche Verdickung und Tüpfelung der Zellwände sich auszeichnet, weiter aus Gefässbündeln mit stark sklerosiertem Holzprosenchym in zwei Holzbastbögen, welche von einem ein- bis zweischichtigen, aus relativ kleinlumigen Zellen bestehenden Pericykel umgeben werden. Die Spreiten des Phyllokladiums bestehen im wesentlichen aus weitlumigem Grundparenchym, welches die beiderseitigen Palissadenschichten trennt. Die isolierten Gefässbündel sind hier im Querschnitt mehr oder weniger in einer Linie angeordnet und besitzen nur zum Teil sklerosierte Holzfasern. Die Leitbündel der Mittelrippe sowohl wie der Spreiten sind im Anschluss an den Weichbast mit kräftigen, das Palissadengewebe mehr oder weniger bis zur Epidermis durchsetzenden Hartbastgruppen versehen. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle ziemlich zahlreich in Begleitung des Hartbastes. — Trichome an den Spaltöffnungsgrübchen und auch unabhängig von diesen inseriert, dreizellig, Endzelle dünnwandig und weitlumig, lang, einarmig mit sehr kurzer sackartiger Ausstülpung auf der der Haarspitze abgekehrten Seite.

Jacksonia dilatata Benth.
F. v. Müller, N.-Australien.

Phyllokladien 0,4 mm dick, 0,7—1 cm breit.

Epidermiszellen mässig klein mit ziemlich geraden Seitenrändern und ziemlich stark verdickten vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen annähernd parallel zum Mittelnerv mit zwei kleineren Nebenzellen in wenig tiefen Grübchen; diese stets mit Deckhaaren. — Bau. Subepidermal zweischichtiges Palissadengewebe, äussere Schichte ziemlich langgliedrig, innere kurzgliedrig. Mittelrippe besteht aus einer grösseren Anzahl im Querschnitt in einer Ellipse angeordneter, kräftig entwickelter Leitbündel, welche ein grosszelliges, dickwandiges, markartiges Grundgewebe umschliessen. Das Leitbündelsystem wird von einem mehrschichtigem, aus grosslumigen und dünnwandigen Zellen bestehenden Pericykel umgeben. Gleichbeschaffenes Grundgewebe auch in den Spreiten des Phyllokladiums, in welchen weitere Gefässbündel isoliert verlaufen und auf eine Fläche zusammengedrückt erscheinen. Sämtliche Gefässbündel mit kräftigen im Grundparenchym eingelagerten Hartbastgruppen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome an den Spaltöffnungsgrübchen, ausserdem auch unabhängig von diesen inseriert, dreizellig, Endzelle dünnwandig und weitlumig, einarmig, lang, zugespitzt, mit kurzer Aussackung auf der der Haarspitze abgekehrten Seite.

Jacksonia floribunda Endl.
F. v. Müller, W.-Australien.

Phyllokladien 0,6 mm dick, 3 mm breit.

Epidermiszellen mässig klein, im Querschnitt hoch, mit ziemlich dicken und geraden Seitenrändern und mit verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen mehr oder weniger parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt mit drei dünnwandigen Nebenzellen in länglichen Grübchen; diese mit je einem Deckhaar. — Bau. Subepidermal zweischichtiges Palissadengewebe. Im Zentrum weitlumiges, Stärke führendes, markartiges Grundparenchym, umgeben von den im Querschnitt in einer länglichen Ellipse angeordneten Leitbündeln; diese sind durch ziemlich kräftige Holzfasergruppen locker miteinander verbunden. Ausserhalb von den Leitbündeln Grundparenchym, das namentlich in den Flanken kräftig

entwickelt ist. Sämtliche Gefässbündel mit starken, das Palissadengewebe mehr oder weniger durchsetzenden Hartbastgruppen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome an den Spaltöffnungsgrübchen, ausserdem auch unabhängig von diesen inseriert, dreizellig, Endzelle wie bei J. dilatata.

Jacksonia furcellata DC.
F. v. Müller, W.-Australien.

Zweige im Querschnitt annähernd kreisrund, Dickendurchmesser 0,7 mm.

Epidermiszellen relativ klein, im Querschnitt ziemlich hoch, mit ziemlich dicken, geraden Seitenrändern und verdickten vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen fast stets parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit mehreren Nachbarzellen, von welchen die zwei seitlichen, parallel zur Spalte gelegenen kleiner, daher nebenzellenartig ausgebildet sind. Schliesszellenpaare etwas eingesenkt. — Mark mässig grosszellig, durch Verdickung und Tüpfelung der Zellwände ausgezeichnet, Stärke speichernd. — Gefässbündelring durch reichliches Interfasciculargewebe zu einem Kreis eng zusammenschliessend; an den Weichbast der kräftigeren Leitbündel sind stärkere Hartbastgruppen angelagert, welche das subepidermale Assimilationsparenchym mehr oder weniger bis zur Epidermis durchsetzen. Um das Leitbündelsystem ist ein- bis dreischichtiges parenchymatisches Pericykelgewebe gelagert und weiter nach aussen bis zur Epidermis zweischichtiges, typisches Palissadengewebe. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome zahlreich, unregelmässig inseriert, dreizellig, Endzelle weitlumig und dünnwandig annähernd gleich zweiarmig; Arme mässig lang und stumpf.

Jacksonia hakeoides Meissn.
F. v. Müller, West-Australien.

Zweige im Querschnitt rundlich, kantig. Dickendurchmesser 1 mm.

Epidermiszellen klein mit geraden, ziemlich dicken Seitenrändern und stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt mit bald zwei, bald drei dünnwandigen Nebenzellen in ziemlich tiefen Grübchen;

diese meist mit Deckhaaren. — Mark grosszellig, kräftig entwickelt, mit dicken, getüpfelten Zellwänden. — Gefässbündel durch reichliches, stark sklerosiertes Interfascicularholz zu einem Kreis zusammenschliessend; die den Kanten des Zweiges entsprechenden Leitbündel mit kräftigen, bis zur Epidermis vorgeschobenen Hartbastgruppen, die übrigen mit nur wenig Hartbast. — Pericykel zwei- bis dreischichtig, aus weitlumigen, parenchymatischen Zellen. — Palissadengewebe subepidermal, zweischichtig, schmalzellig, ziemlich kurzgliedrig. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome teils an den Spaltöffnungs-Grübchen, teils unabhängig von diesen inseriert, dreizellig, Endzelle weitlumig und dünnwandig, zum Teil einarmig, zum Teil annähernd gleich zweiarmig, zwischen beiden Formen Übergänge.

Jacksonia horrida DC.
F. v. Müller, W.-Australien.

Zweige bandförmig, im Querschnitt die Form einer länglichen Ellipse besitzend, 0,75 mm dick, 2,2 mm breit.

Epidermiszellen mit mässig dicken, ziemlich geraden Seitenrändern und stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen gross, fast stets parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt mit drei dünnwandigen Nebenzellen in tiefen, länglichen Grübchen; diese mit je einem Deckhaare. — Bau. Subepidermal zweischichtiges, ziemlich langgliedriges, etwas breitzelliges Palissadengewebe, innerhalb hiervon weitlumiges Grundparenchym, in dessen Zentrum das stärkeführende Mark durch wenig kräftigere Zellwände nicht besonders deutlich differenziert ist. Die Gefässbündel sind der Querschnittsform des Zweiges entsprechend in einer Ellipse angeordnet, im Grundparenchym isoliert und im allgemeinen mit nur schwach entwickelten Hartbastgruppen versehen; nur die im grössten Dicken- und Breitendurchmesser des Zweiges gelegenen Leitbündel besitzen starken, das Palissadengewebe bis zur Epidermis durchsetzenden Hartbast. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle, zum Teil Hemitropien von styloidenähnlicher Gestaltung, zahlreich in Begleitung des Hartbastes, vereinzelt im Grundgewebe. — Trichome nur an den Spaltöffnungs-Grübchen inseriert, dreizellig, Endzelle weitlumig und dünnwandig, ungleich zweiarmig; der kürzere Arm abgerundet, der längere stumpf.

Jacksonia Lehmanni Meissn.
Preiss No. 1077, Nov. Holland.

Zweige im Querschnitt rundlich, Dickendurchmesser 0,9 mm.

Epidermiszellen in der Richtung der Längsaxe des Sprosses meist gestreckt, mit geraden, ziemlich dicken Seitenrändern und stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit drei dünnwandigen Nachbarzellen in tiefen, länglichen Grübchen; diese mit je einem Deckhaare versehen. — Mark grosszellig, dickwandig, Stärke führend. — Gefässbündel im Kreis, durch reichliches Interfascicularholz zusammenschliessend, mit mehr oder weniger kräftigen Hartbastgruppen, welche zum grösseren Teil das subepidermale Palissadengewebe durchsetzen. — Pericykel mehr-, meist dreischichtig, aus weitlumigen Zellen bestehend. — Palissadengewebe subepidermal, zweischichtig, typisch. — Krystalle. Zahlreiche, grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nur an den Spaltöffnungs-Grübchen inseriert, dreizellig, Endzelle weitlumig und dünnwandig, als einarmig zu bezeichnen, mit kurzer Ausstülpung auf der der Haarspitze abgekehrten Seite.

Jacksonia pteroclada F. v. Müll.
F. v. Müller, W.-Australien.

Zweige vierkantig, im Querschnitt ungefähr rhombisch, 1,5 mm dick, 1,9 mm breit.

Epidermiszellen ziemlich klein, in der Längsrichtung des Sprosses etwas gestreckt, mit ziemlich dicken, geraden Seitenrändern und sehr stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit zwei dünnwandigen Nebenzellen in ziemlich tiefen Grübchen; diese meist mit je einem Deckhaare. — Mark grosszellig, dickwandig, Stärke führend. — Gefässbündel im Querschnitt ungefähr quadratisch angeordnet, durch reichliches Interfascicularholz zusammenschliessend, mit Hartbastgruppen, welche bei den vier den Kanten des Zweiges entsprechenden Leitbündeln stark ausgebildet und bis zur Epidermis vorgeschoben sind; bei den übrigen jedoch ungleich schwächer entwickelt und im Pericykel eingelagert sind. — Pericykel mehrschichtig. — Palissadengewebe subepidermal, zweischichtig, mässig langgliedrig. — Krystalle.

Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome fast nur an den Grübchen inseriert, dreizellig, Endzelle weitlumig und dünnwandig, ungleich zweiarmig, beide Arme an der Spitze stumpf.

Jacksonia racemosa Meissn.
F. v. Müller. W.-Australien.

Zweige rundlich, im Querschnitt ein achtseitiges Polygon darstellend, Dickendurchmesser 1,25 mm.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Sprosses etwas gestreckt mit geraden, dicken, getüpfelten Seitenrändern und sehr stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit zwei dünnwandigen Nebenzellen in tiefen Grübchen; diese mit je einem Deckhaare. — Mark grosszellig, dickwandig. — Gefässbündel in einem Kreis, durch reichliches Interfascicularholz zusammenschliessend; die den acht Kanten des Zweiges entsprechenden Leitbündel mit kräftigen, das subepidermale Assimilationsparenchym bis zur Epidermis durchsetzenden Hartbastgruppen, die übrigen Leitbündel mit wenig oder keinem Hartbast versehen. — Pericykel mehrschichtig. — Palissadengewebe subepidermal, zweischichtig, langgliedrig, mässig breitzellig. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nur an den Grübchen inseriert, dreizellig, Endzelle weitlumig und dünnwandig, mässig lang, annähernd einarmig, mit kurzer Aussackung auf der der Haarspitze abgekehrten Seite.

Jacksonia ramosissima Benth.
F. v. Müller, Australien.

Zweige schmal bandförmig, im Querschnitt schief rhombisch, 0,75 mm dick, 0,95 mm breit.

Epidermiszellen ziemlich gross, mit geraden, relativ dünnen Seitenrändern und wenig verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit je vier Nachbarzellen, von denen die beiden, parallel zum Spalte gelagerten kleiner, daher nebenzellenartig ausgebildet sind. Schliesszellenpaare schwach eingesenkt. — Bau. Subepidermal zweischichtiges, typisches Palissadengewebe. innerhalb hievon weitlumiges

Grundparenchym. Die Gefässbündel in der Mitte der Querschnittsform sind durch sklerosiertes Holzfasergewebe zu zwei Holzbastbögen vereinigt und umschliessen ein grosszelliges, ziemlich dickwandiges Mark, während die wenigen in den kurzen Flanken gelegenen isoliert verlaufen. Sämtliche Leitbündel mit mehr oder minder kräftigen Hartbastgruppen, welche in das Grundparenchym eingelagert sind und höchstens bis hart an das Palissadengewebe reichen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome zahlreich, dreizellig, Endzelle dünnwandig und weitlumig, gleich zweiarmig.

Jacksonia restioides Meissn.
Preiss Nro. 1079, Nov. Holland.

Zweige im Querschnitt kreisrund, Dickendurchmesser 1,14 mm.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Sprosses stark gestreckt, mit geraden, ziemlich dicken Seitenrändern und ziemlich stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen mit dem Spalte parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit Nachbar- bezw. Nebenzellen wie bei J. ramosissima. — Mark grosszellig, sehr dickwandig, Stärke führend. — Gefässbündel durch sklerosiertes Holzfasergewebe zu einem Kreis verbunden mit kräftigen, im Pericykel eingelagerten Hartbastgruppen. — Pericykel mehrschichtig, aus ziemlich weitlumigen Zellen bestehend. — Palissadengewebe subepidermal, zweischichtig, ziemlich langgliedrig. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes; vereinzelt auch kleine prismatische Krystalle im Palissadengewebe. — Trichome zahlreich, dreizellig, Endzelle weitlumig und dünnwandig, lang, stumpf, einarmig, mit kurzer Aussackung auf der der Haarspitze abgekehrten Seite.

Jacksonia scoparia R. Br.
Sieber Nro. 372, Nov. Holland.

Zweige im Querschnitt stumpf dreieckig, Dickendurchmesser 0,85 mm.

Epidermiszellen relativ klein mit ziemlich dicken, geraden Seitenrändern und stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit teils zwei teils drei dünnwandigen Nebenzellen in Grübchen; diese

mit je einem Deckhaare. — Mark grosszellig, dickwandig, Stärke speichernd. — Gefässbündel im Querschnitt in Dreiecksform angeordnet mit Holzfasergewebe und mit Hartbastgruppen. welche im Pericykel eingelagert sind und bei den den drei Kanten des Zweiges entsprechenden Leitbündeln kräftiger entwickelt bis an das Palissadengewebe reichen. — Pericykel mehrschichtig, aus mässig weitlumigen Zellen bestehend. — Palissadengewebe zweischichtig, typisch. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes; vereinzelte kleinere styloidenartige Krystalle im Palissadengewebe. — Trichome an den Spaltöffnungsgrübchen und vereinzelt auch unabhängig von diesen, dreizellig, Endzelle dünnwandig und weitlumig, relativ kurz, stumpf, zugespitzt.

Jacksonia spinosa R. Br.
F. v. Müller, W.-Australien.

Zweige annähernd bandförmig, im Querschnitt sechsseitig, 1,25 mm dick, 1,6 mm breit.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Sprosses etwas gestreckt, ziemlich klein, mit ziemlich geraden, mässig dicken Seitenrändern und stark verdickten vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen wie bei J. scoparia. — Bau. Subepidermal zweischichtiges, ziemlich schmalzelliges Palissadengebilde, innerhalb hievon mehrschichtiges, weitlumiges Grundparenchym (Pericykel) Gefässbündel zum allergrössten Teil mit reichlichem Holzfasergewebe versehen und zu einem Kreis zusammenschliessend, während in der längsten Diagonale des sechsseitigen Querschnittes je ein isoliertes Leitbündel im Pericykel verläuft. Diese zwei randständigen und die den andern vier Ecken des Querschnitts entsprechenden Leitbündel besitzen kräftige, das Palissadengebilde bis zur Epidermis durchsetzende Hartbastgruppen, während die der übrigen schwach entwickelt und im Pericykel eingebettet sind. Der Leitbündelring umschliesst ein grosszelliges, ziemlich dickwandiges, Stärke speicherndes Mark. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome an den Spaltöffnungsgrübchen und vereinzelt auch unabhängig von diesen inseriert, dreizellig, Endzelle dünnwandig und weitlumig, ziemlich lang, zugespitzt, teils annähernd einarmig mit sehr kurzer Aussackung, teils ungleich bis seltener gleich zweiarmig.

Jacksonia Stackhousii F. v. Müll.
F. v. Müller, Neu-Süd-Wales.

Zweige im Querschnitt kreisrund, Dickendurchmesser 1,05 mm.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Sprosses etwas gestreckt, mit geraden, ziemlich dicken Seitenrändern und sehr stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit drei dünnwandigen Nebenzellen in ziemlich tiefen, länglichen Grübchen; diese mit je einem Deckhaare. — Mark mässig dickwandig, Stärke speichernd. — Gefässbündel im Kreis mit nur wenig sklerosiertem Holzfasergewebe, dagegen mit ziemlich kräftig entwickelten, im Pericykel eingebetteten Hartbastgruppen. — Pericykel mehrschichtig, aus sehr grosslumigen Zellen bestehend. — Palissadengebilde subepidermal, zweischichtig, mässig langgliedrig. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nur an den Spaltöffnungsgrübchen inseriert, dreizellig, Endzelle dünnwandig und weitlumig, stumpf, annähernd gleich zweiarmig.

Jacksonia Sternbergiana Hüg.
F. v. Müller, W.-Australien.

Zweige annähernd bandförmig, im Querschnitt rhombisch, 0,95 mm dick, 1,15 mm breit.

Epidermiszellen klein, mit geraden, wenig dicken Seitenrändern und etwas vorgewölbten, mässig dicken Aussenwänden, im Querschnitt hoch. — Spaltöffnungen wie J. ramosissima. — Mark grosszellig, dickwandig. — Gefässbündel der Querschnittsform des Zweiges entsprechend angeordnet und durch reichliches Interfasciculargewebe miteinander verbunden, mit Hartbastgruppen, welche bei den den vier Kanten des Zweiges entsprechenden Leitbündeln stark entwickelt sind und das Palissadengewebe bis zur Epidermis durchsetzen, bei den übrigen schwächer ausgebildet und im Pericykel eingebettet sind. — Pericykel mehrschichtig, ziemlich dünnwandig. — Palissadengewebe subepidermal, zweischichtig, schmalzellig. — Kristalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Jacksonia thesioides A. Cunn.
F. v. Müller, Australien.

Zweige mit drei mässig langen Flügeln versehen, im Querschnitt ein Dreieck mit nach aussen konkaven Seiten bildend; Dickendurchmesser ohne Flügel 0,7 mm.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Sprosses meist etwas gestreckt mit ziemlich geraden, mässig dicken Seitenrändern und mit mehr oder weniger stark vorgewölbten und kräftig verdickten Aussenwänden. — Spaltöffnungen gross, im übrigen wie bei J. ramosissima. — Bau. Subepidermal zweischichtiges, typisches Palissadengewebe, innerhalb hievon mässig weitlumiges Grundparenchym (Pericykel). Das Zentrum des Querschnitts nehmen die zu einem Dreieck angeordneten, durch Holzprosenchym miteinander verbundenen Gefässbündel ein, welche ein dickwandiges, Stärke führendes Mark umschliessen. In den Flügeln verlaufen noch weitere isolierte Leitbündel. Die zu äusserst, an den Enden der Flügel gelegenen Leitbündel besitzen kräftige, an das Palissadengewebe angrenzende, alle übrigen relativ schwach entwickelte, im Pericykel eingebettete Hartbastgruppen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome zahlreich, dreizellig, Endzelle dünnwandig und weitlumig, lang, spitz auslaufend, einarmig mit kurzer Ausstülpung.

Jacksonia umbellata Turcz.
F. v. Müller, W.-Australien.

Zweige im Querschnitt kreisrund, Dickendurchmesser 0,85 mm.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Sprosses meist gestreckt, im Querschnitt ziemlich hoch, mit geraden, dicken Seitenrändern und stark verdickten, etwas vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit zwei dünnwandigen Nebenzellen in ziemlich kleinen, tiefen Grübchen; diese meist ohne Deckhaare. — Mark dickwandig, Stärke führend. — Gefässbündel durch sklerosiertes Holzfasergewebe zu einem Ring zusammenschliessend. Der Hartbast ist von dem Weichbast durch Grundparenchym meist vollständig losgetrennt und durchsetzt das Palissadengewebe bis zur Epidermis in radiären, eine bis höchstens drei Zellreihen dicken Platten. — Pericykel drei- bis vierschichtig, mässig grosslumig. — Palissadengewebe sub-

epidermal, zweischichtig, typisch. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome meist unabhängig von den Spaltöffnungsgrübchen inseriert, dreizellig, Endzelle ziemlich weitlumig und dünnwandig, ungleich zweiarmig, mit längerem, spitzem und kürzerem abgerundetem Arm.

Sphaerolobium.

Die Arten der in Rede stehenden Gattung sind Sträucher und Halbsträucher, welche zum Teil (zwei Arten) mit einfachen, linealen oder fadenförmigen Blättern versehen, zum Teil (vier Arten) blattlos sind. Im letzteren Falle wurden die grünen, stielrunden und bandförmigen Zweige untersucht.

Als gemeinsame anatomische Merkmale mögen hervorgehoben werden: das Fehlen von Drüsenhaaren, der Mangel innerer Sekretionsorgane und die zahlreichen grossen Einzelkrystalle von Kalkoxalat in Begleitung des Gefässbündelsystems.

Was zunächst die Strukturverhältnisse im allgemeinen betrifft, so ist zu erwähnen, dass die Epidermiszellen in der Flächenansicht polygonale Form besitzen, dass ausgenommen von Sph. nudiflorum die Gefässbündel mit kräftigen Gruppen englumiger und dickwandiger Sklerenchymfasern versehen sind, und dass weiter neben der schon erwähnten charakteristischen grossen Krystallform des oxalsauren Kalkes bei Sph. nudiflorum auch kleine stabförmige Kryställchen auftreten. Ausserdem sei hier gleich auf das überaus spärliche Vorkommen der Trichome hingewiesen; sie wurden nur an den Früchten von Sph. euchilus als dreizellige Deckhaare mit ungleich zweiarmiger Endzelle und an den Kelchblättern von Sph. nudiflorum als zweizellige Wimperhaare angetroffen.

Rücksichtlich der Struktur der Axen bei den blattlosen Arten ist die Epidermis durch stark verdickte Aussenwände und nicht verschleimte Innenwände ausgezeichnet. Die Spaltöffnungen sind mit ihren Spalten parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, dabei tief eingesenkt und von drei kleineren Nebenzellen umgeben, welche ein dickwandiges, über die Epidermis sich erhebendes Kamin bilden. Eine charakteristische Eigentümlichkeit zeigt das subepidermale, mehr oder minder palissadenzellenartige Gewebe. Dieses ist

nämlich nicht gleichartig ausgebildet, sondern besteht zum Teil aus dünnwandigen, assimilierenden, zum Teil aus stärkerwandigen, von der Palissadenzellenform mehr abweichenden, parenchymatischen Zellen oder Zellgruppen, welche in tangentialer Richtung miteinander abwechseln. Die assimilierenden Zellen entsprechen den die Spaltöffnungen führenden Teilen der Epidermis und zeichnen sich durch papillenartige oder zäpfchenförmige, in Ein- oder Mehrzahl auftretende Ausbuchtungen ihrer Längswände aus, welche mit den Ausbuchtungen der benachbarten Zellen korrespondieren und somit ein mehr oder weniger ausgeprägtes konjugiertes Parenchym (im Sinne De Bary's) bilden. Die stärkerwandigen Zellen führen teilweise grosskörnige Stärke und stellen eine Verbindung zwischen Epidermis und Pericykel her. Der Markkörper ist im Zentrum grosszellig und leer, wird hingegen nach seiner Peripherie hin bedeutend kleinerzellig und speichert hier Stärke. Hierauf folgt nach aussen der Leitbündelring mit mehr oder weniger Interfascicularholz, sodann ein mehrschichtiger, kräftige Gruppen englumigen und dickwandigen Hartbastes enthaltender Pericykel und schliesslich bis zur Epidermis das oben erwähnte subepidermale Gewebe.

Was die Struktur der Blätter von Sph. euchilus und Sph. nudiflorum betrifft, so ist die Epidermis grösstenteils verschleimt und der Blattbau als zentrisch zu bezeichnen. Im Übrigen ist ihre Struktur verschieden. Erstgenannte Art ist durch die Bildung fingeriger Papillen in der Epidermis der unterseitigen Längsfurchen des Rollblattes, letztere Art, wie schon oben angedeutet, durch den Mangel von Sklerenchym in den Nerven gekennzeichnet.

Sphaerolobium alatum Benth.
Preiss No. 1117, Nov. Holland.

Zweige ziemlich breit, bandförmig, 1 mm dick, 2,1 mm breit.

Epidermiszellen ziemlich gross mit dicken, getüpfelten, geraden Seitenrändern und kräftig verdickten, klein warzigen Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, tief eingesenkt, mit dickwandigem Kamin, teilweise verdeckt von drei kleineren Nebenzellen. — Bau. In der Mitte des mit zwei kurzen Flügeln versehenen Zweiges fällt zunächst der breite, durch reichliches Interfascicularholz dicht zusammenschliessende Leitbündelring auf, welcher ein grosszelliges, dickwandiges Mark einschliesst. Nach

aussen reiht sich weitlumiges Pericykelparenchym an, in welchem die dem Weichbast angelagerten Hartbastgruppen verlaufen, und welches besonders ausgiebig in den beiden kurzen Flügelhälften des Zweiges ausgebildet ist. Hier verlaufen noch einige wenige isolierte, schwächere Gefässbündel, deren äusserste, in den Kanten des Zweiges gelegene durch kräftigen, bis zur Epidermis vordringenden Randbast hervortreten. Das auf den beiden Flachseiten bis zur Epidermis folgende Gewebe ist aus Gruppen von konjugiertem Palissaden- und Schwammparenchym einerseits, und stärkerwandigen, Stärke führenden Zellen andererseits zusammengesetzt. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome wurden nicht beobachtet.

Sphaerolobium euchilus Benth.
Preiss No. 1110, Nov. Holland.

Blätter schmal nadelförmig, mit nach unten umgerollten Rändern, auf der Unterseite verlaufen zwei tiefe Längsfurchen parallel zur stark hervortretenden Mittelrippe.

Obere Epidermiszellen gross mit geraden, ziemlich dicken, getüpfelten Seitenrändern und grobwarzig verdickten Aussenwänden. Innenwände grösstenteils verschleimt. — Epidermiszellen der Ränder mit stärker verdickten Aussenwänden; Innenwände zum geringeren Teil verschleimt. — Epidermiszellen der der Mittelrippe entsprechenden Partie der Unterseite lang gestreckt in der Längsrichtung des Blattes, mit fein punktierten, ziemlich stark verdickten Aussenwänden. — Epidermiszellen der Furchen klein mit dünnen Seitenrändern und mässig dicken Aussenwänden, die zu fingerigen, fast massiven Papillen sich erheben. — Spaltöffnungen nur in den Furchen, tief eingesenkt, mit mehreren Nachbarzellen, von welchen je eine rechts und links parallel zum Spalte gelagert ist. — Mesophyll. Unter der Epidermis der Oberseite Palissadengewebe, zweischichtig, typisch, unter der der Ränder ebenso, einschichtig, unter der der Furchen mässig kurzgliedrig, locker, ein- bis zweischichtig, zwischen Mittelrippe und Unterseite breit- und kurzgliedrig, fast schwammparenchymartig. Den übrigen Raum füllt Schwammparenchym aus. — Nerven mit deutlichen Parenchymscheiden. Mittelrippe auf Holz- und Bastseite mit kräftigen Sklerenchymbelegen, die übrigen Nerven nur auf der Holzseite mit solchen. — Krystalle.

Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nur an den Früchten, spärlich, dreizellig, Endzelle englumig und punktiert, dickwandig, ungleichz weiarmig, mit kurzem, stumpfem und langem, spitzem Arm.

Sphaerolobium grandiflorum Benth.
Preiss No. 1116, Nov. Holland.

Blätter reduziert. Untersucht wurden die im Querschnitt kreisrunden Zweige; Dickendurchmesser 2,3 mm.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Sprosses vielfach etwas gestreckt mit geraden, dicken Seitenrändern und sehr stark verdickten, körnig punktierten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, tief eingesenkt, mit dickwandigem Kamin, von drei kleineren Nebenzellen umgeben. — Mark im Zentrum grosslumig, ziemlich dünnwandig, der Peripherie zu kleinerlumig, stärkerwandig und Stärke speichernd. — Gefässbündel durch vereinzelte, stark sklerosierte Holzfasern zu einem Kreis lose zusammenschliessend. — Pericykel mehrschichtig, aus ziemlich dickwandigen Zellen bestehend, die isolierten, mehr oder weniger kräftig entwickelten Hartbastgruppen einschliessend. — Das subepidermale Gewebe aus Gruppen dünn- und stärkerwandiger Zellen zusammengesetzt; erstere aus konjugierten Palissaden- und Schwammgewebezellen, letztere aus meist palissadenzellenartigen und reichlich getüpfelten Zellen bestehend. — Krystalle. Sehr grosse Einzelkrystalle zahlreich in Begleitung des Hartbastes. — Trichome wurden nicht beobachtet.

Sphaerolobium linophyllum Benth.
Sieber Nro. 370, Nov. Holland.

Zweige stielrund, Dickendurchmesser 1,25 mm.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Sprosses etwas gestreckt mit ziemlich geraden, ziemlich dicken und getüpfelten Seitenrändern und stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen wie bei Sph. alatum. — Mark im Zentrum sehr grosszellig, dünnwandig, leer, der Peripherie zu kleinerzellig, starkwandig und Stärke speichernd. — Gefässbündelring mit reichlichem Interfascicularholz und zusammenschliessendem Weichbast. — Pericykel wenigschichtig, ziemlich kleinzellig, isolierte Hartbastgruppen

einschliessend. — Subepidermales Gewebe aus relativ kleinen, palissadenartigen Zellen zusammengesetzt, welche in dünn- und stärkerwandige differenziert sind; erstere mit kleinen, zäpfchenförmigen Ausbuchtungen, letztere Stärke speichernd. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes, vereinzelt auch im Pericykelparenchym. — Trichome wurden nicht beobachtet.

Sphaerolobium nudiflorum Benth.
F. v. Müller, W.-Australien.

Blätter einfach, ziemlich breit.

Epidermiszellen ober- wie unterseits gleich beschaffen, mit verschleimten Innenwänden. Seitenränder ziemlich geradlinig, dünnwandig, Aussenwände etwas vorgewölbt und schwach verdickt. — Spaltöffnungen beiderseits, wenig eingesenkt, mit 3—4 Nachbarzellen von verschiedener Grösse. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig, ziemlich kurzgliedrig. — In der Mitte wenig lockeres Schwammparenchym. — Nerven ohne Sklerenchym, mit deutlicher Parenchymscheide. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle vereinzelt in der Umgebung der Nerven, ausserdem zahlreiche kleine stäbchenförmige Kryställchen im Mesophyll. — Trichome an den Kelchblättern, zweizellig, mit kurzer rundlicher Grund- und langer, schlauchförmiger, dünnwandiger Endzelle.

Sphaerolobium vimineum Smith.
F. v. Müller, Australien.

Zweige im Querschnitt kreisrund, Dickendurchmesser 1 mm.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Sprosses meist gestreckt mit geraden, dicken und getüpfelten Seitenrändern und verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen wie bei Sph. alatum. — Mark im Zentrum sehr grosszellig, ziemlich dünnwandig, leer, nach der Peripherie hin kleinerzellig, dickwandig und Stärke speichernd. — Gefässbündelring mit Stärke speichernden Markstrahlen, mit sklerosierten Faserzellen im Holz und mit zusammenschliessendem Weichbast. — Pericykel aus ziemlich weitlumigem, Stärke führendem Parenchym bestehend und isolierte Hartbastgruppen einschliessend. — Subepidermales Gewebe aus palissadenartigen Zellen zusammengesetzt, teils dünn-, teils stärkerwandig;

die ersteren mit kleineren Ausbuchtungen an den Längswänden und im allgemeinen ziemlich klein, die letzteren Stärke führend. — Krystalle wie bei Sph. linophyllum. — Trichome wurden nicht beobachtet.

Viminaria.

Die Gattung Viminaria ist auf eine einzige Art beschränkt, einen Strauch mit binsenförmigen Zweigen, dessen Blätter auf die verlängerten, fadenförmigen Blattstiele reduziert sind. Untersucht wurden die an der Assimilation beteiligten Zweige. Bezüglich nennenswerter anatomischer Verhältnisse ist hervorzuheben: das Auftreten des oxalsauren Kalkes in Form grosser Einzelkrystalle, sowie der Mangel von Drüsenhaaren und inneren Sekretbehältern, weiter auch noch das mit braunem Inhaltstoff erfüllte Pericykelparenchym, dessen äusserste Zellschicht endodermisartige Ausbildung zeigt, und schliesslich die englumige und dickwandige Beschaffenheit des Hartbastes. Im übrigen sei auf die folgende Diagnose der einzigen Art hingewiesen.

Viminaria denudata Sm.
F. v. Müller, S.-Australien.

Zweige im Querschnitt kreisrund, Dickendurchmesser 1 mm.

Epidermiszellen ziemlich gross, teilweise in der Längsrichtung des Sprosses etwas gestreckt, mit geraden, relativ dünnen Seitenrändern und mässig dicken, schwach warzigen Aussenwänden. Innenwände grösstenteils verschleimt. — Spaltöffnungen gross, mit den Spalten parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, wenig eingesenkt, mit mehreren, meist drei nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. — Bau. Im Zentrum befindet sich ein grosszelliger, dünnwandiger Markkörper, welcher von dem durch reichliches englumiges und dickwandiges Interfascicular gewebe zusammenschliessenden Gefässbündelring umgeben wird. An diesen legt sich ein ziemlich breiter Pericykelring an, welcher im wesentlichen aus weitlumigem, vielfach braunen Inhalt führendem Parenchym besteht und isolierte Gruppen aus englumigen und dickwandigen Bastfasern, zum Teil in Berührung mit den Weichbastteilen, zum Teil entfernt von diesen, einschliesst.

Die äusserste Zelllage des Pericykels ist als Endodermis ausgebildet, indem die Zellen derselben kleiner und etwas stärkerwandig sind als die übrigen. Das nach aussen bis zur Epidermis folgende Gewebe ist zweischichtiges, typisches Palissadenparenchym. — Krystalle. Einzelkrystalle von der gewöhnlichen Form und Grösse in der Umgebung des Hartbastes. — Trichome wurden nicht beobachtet.

Daviesia.

Die Arten der Gattung Daviesia besitzen in der Mehrzahl Blätter, welche einfach, alternierend, dabei bald flach und dann annähernd horizontal oder vertikal gestellt, bald stielrund sind, und ausserdem an der Spitze öfters dornartige Ausbildung zeigen. Bei bestimmten Arten sind die Blätter reduziert, es wurden dann die an der Assimilation beteiligten stielrunden oder bandförmigen Zweige untersucht.

Als gemeinschaftliche anatomische Merkmale sind zunächst aufzuführen: der Mangel an Aussendrüsen und inneren Sekretionsorganen, sowie die reichliche und ausschliessliche Ausscheidung des oxalsauren Kalkes in Form der gewöhnlichen grossen Einzelkrystalle, und schliesslich auch die englumige und dickwandige Beschaffenheit des Hartbastes.

Bezüglich der Struktur im allgemeinen treten trotz der verschiedenen exomorphen Ausbildung der Assimilationsorgane doch bestimmte, für die Gattung zum Teil nicht minder charakteristische Verhältnisse auf, welche zunächst erörtert werden mögen. Das Hautgewebe zeigt bei fast allen untersuchten Arten eine gleichartige Ausbildung. Die Epidermiszellen sind in der Flächenansicht nach einer, rücksichtlich der einzelnen Zellen verschiedenen Richtung gestreckt. Die Seitenränder sind dabei geradlinig bis schwach gebogen, und mehr oder weniger dick. Die Aussenwände sind meist stark verdickt, vorgewölbt, und erheben sich vielfach zu niederen, massiven Papillen; öfters sind sie auch noch mit innerer Zeichnung oder Streifung versehen, welche durch Eindringen von Cellulosestäbchen bezw. Lamellen in den cutinisierten Teil der Aussenwand bedingt wird. Dazu kommt, dass die teilweise grossen Spaltöffnungen gleichmässig auf der Epidermis verteilt sind; dieselben sind meist

richtungslos, bei bestimmten Arten mit den Spalten parallel zur Längsaxe der Blätter bezw. Zweige, bei D. divaricata quer zur Längsrichtung der Axe gestellt, meist annähernd im Niveau der Epidermis gelegen, und von drei bis fünf kranzartig gruppierten, meist etwas kleineren Nachbarzellen umgeben, welche teilweise dem Charakter der Nebenzellen ziemlich nahe kommen. Eine Ausnahme macht nur D. cordata, welche Epidermiszellen mit stark wellig gebogenen, dünnen Seitenrändern besitzt und nur auf der Blattunterseite Spaltöffnungen mit meist je zwei typischen Nebenzellen trägt. Verschleimung der Epidermis fehlt vollständig; dafür ist fast allgemein verbreitet eine hypodermale, Wasser speichernde Zelllage, welche in ihrer typischen Ausbildung, d. h. als eine der Epidermis ähnliche Zellschicht allerdings nur bei wenigen Arten (D. colletioides, D. incrassata, D. oppositifolia) angetroffen wurde, bei der grösseren Mehrzahl[1]) der Species jedoch in schwächerer Ausbildung vorhanden ist. Bei den zuletzt in Rede stehenden Arten kann nämlich die äusserste, vom übrigen Palissadengewebe durch wenig dickere Wandungen, durch grössere Breite und besonders durch geringeren Chlorophyllgehalt der Zellen mehr oder minder differenzierte Schicht als hypodermartig bezeichnet werden. Sodann ist noch hervorzuheben, dass die Leitbündel nur auf der Bastseite mit meist kräftig entwickelten, aus englumigen und dickwandigen Sklerenchymfasern bestehenden Gruppen versehen sind, dass ferner die grossen Kalkoxalatkrystalle meist in reichlicher Menge die oben erwähnten Hartbastgruppen begleiten, und endlich dass Trichome nur bei wenigen Arten angetroffen wurden. Diese Trichome weichen aber von den bei den übrigen Podalyrieen und Papilionaceen beobachteten Haaren insofern ab, als sie nicht die charakteristische Dreigliederung besitzen, sondern meist einzellig sind und Übergangsformen zu Papillen darstellen.

Was nun die Struktur des Grundgewebes und die Anordnung des Gefässbündelsystems betrifft, so seien zwei Typen aufgestellt, von welchen der erste den mehr oder weniger breit entwickelten, horizontal gestellten Blättern, der zweite den stielrunden und schmalen,

[1]) Hieher gehören D. acicularis, D. alata, D. alternifolia, D. brevifolia, D. corymbosa, D. decurrens, D. divaricata, D. flexuosa, D. genistifolia, D. hakeoides, D. juncea, D. longifolia, D. microphylla, D. polyphylla, D. ruscifolia, D. squarrosa, D. ulicina.

vertikal stehenden Blättern, sowie den Zweigen zukommt. Bei dem ersten Typus ist der fast immer zentrische oder subzentrische Bau des Mesophylls bemerkenswert. Besonders charakteristisch aber ist die Anordnung der Leitbündel. Die Mittelrippe besteht nämlich stets aus zwei mit ihren Holzteilen sich zugekehrten Leitbündeln oder Leitbündelsystemen. Diese Struktur erstreckt sich bei den meisten Arten auch auf die Nerven der Spreite. Bei den mit dünnen Blättern versehenen Arten zeigt der Querschnitt der Blattspreite die Nervenleitbündel in einer Reihe angeordnet, wobei der Holzteil bald gegen die Blattoberseite bald gegen die Blattunterseite gekehrt ist, bei den meisten der mit dickeren Blättern versehenen Arten zwei Reihen von Leitbündeln, welche mit ihren Holzteilen einander zugekehrt sind, bei bestimmten Arten mit diesen sich auch berühren können und dann mehr oder weniger durchgehende Nerven bilden. Beim zweiten Typus, bei welchem kreisrunde, ovale bis länglich-elliptische Querschnittsbilder abwechseln, ist der innere Aufbau und insbesondere die Anordnung des Stranggewebes naturgemäss vom jeweiligen Umriss der Querschnittsform abhängig. Doch lässt sich im allgemeinen folgendes sagen. Im Zentrum befindet sich ein aus grossen, meist dickwandigen Zellen bestehender Markkörper; an diesen schliesst sich das zu einem Kreis oder einer Ellipse angeordnete, des öfteren durch englumiges und dickwandiges Interfascicularholz zusammenschliessende Fibrovasalsystem an; sodann folgt ein mehrschichtiger, parenchymatischer Pericykel, bezw. was die in Betracht kommenden Blätter anlangt, ein pericykelartiges Gewebe (Van Tieghem's Peridesme) und schliesslich bis zur Epidermis zwei- bis mehrschichtiges Palissadenparenchym. Im Übrigen sei auf die Artbeschreibungen verwiesen.

Daviesia acicularis Sm.
Preiss No. 347, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen beiderseits in der Längsrichtung des Blattes etwas gestreckt mit mässig dicken, schwach gebogenen, getüpfelten Seitenrändern und ziemlich stark verdickten, teilweise zu niederen massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen beiderseits, ziemlich richtungslos, etwas eingesenkt, mit drei kleineren, körnig punktiert erscheinenden, nebenzellenähnlichen Nachbarzellen.

— Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig, äussere Schicht hypodermartig, innere typisch langgliedrig und schmalzellig. — In der Mitte eine schmale Zone mässig dichten Schwammparenchyms. — Nerven. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen zusammenstossenden Gefässbündeln bestehend; Nervenleitbündel der Spreitenhälften in einer Reihe angeordnet und mit den Holzteilen abwechselnd nach der einen und anderen Blattseite gerichtet. Sämtliche Gefässbündel mit mehr oder weniger kräftig entwickelten Hartbastgruppen, diese am stärksten und bis zur Epidermis vordringend in der Mittelrippe und den beiden Randnerven. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome am Stengel, ziemlich kurz, an der Spitze abgerundet, einzellig, mit dicker, fein punktierter Wandung.

Daviesia alata Sm.
Sieber No. 356, Nov. Holland.

Blätter reduziert; Zweige bandförmig mit kräftiger Mittelrippe, 0,6 mm dick, 2,3 mm breit.

Epidermiszellen meist in der Längsrichtung des Sprosses gestreckt, mit annähernd geradlinigen, getüpfelten Seitenrändern und mässig verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen gross, richtungslos, mit meist drei nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. — Bau. Subepidermal zweischichtiges Palissadengewebe, äussere Schicht etwas länger- und breitergliedrig als die innere, hypodermartig. In der Mitte des Querschnitts ein kreisrunder, durch sklerosiertes Holzfasergewebe zusammenschliessender Leitbündelring, welcher ein dickwandiges, Stärke führendes Markgewebe umgiebt. Nach aussen bis zum Palissadengewebe ein mehrschichtiger, weitlumiger, parenchymatischer Pericykel; ähnlich beschaffenes, doch mehr schwammgewebeartiges Parenchym in den Flanken des Zweiges. Hierin eingebettet weitere isolierte, mit ihren Holzteilen abwechselnd nach der einen und andern Flachseite gerichtete Leitbündel. Sämtliche Gefässbündel mit ziemlich kräftig entwickelten, im Grundparenchym verlaufenden Hartbastgruppen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia alternifolia Endl.
Preiss No. 855, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen beiderseits gleich, mit schwach gebogenen, ziemlich dicken, getüpfelten Seitenrändern und stark verdickten Aussenwänden, welche auf die ihnen benachbarten Teile der Seitenränder derart übergreifen, dass die Epidermiszellen bei hoher Einstellung das Aussehen dickwandiger Sklerenchymzellen besitzen. — Spaltöffnungen beiderseits, gross, richtungslos, im Niveau der Epidermis gelegen, mit meist vier nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe dreischichtig, mässig langgliedrig; äusserste Schicht etwas breiterzellig und stärkerwandig, hypodermartig. — In der Mitte lockeres, grosszelliges Schwammparenchym. — Nerven. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen sich berührenden Leitbündeln bestehend; Nervenleitbündel der Spreitenhälften in zwei Reihen angeordnet, mit den Holzteilen sich zugekehrt. Sämtliche Gefässbündel mit Hartbastbelegen, welche am stärksten in der Mittelrippe und den beiden Randnerven entwickelt sind. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia brevifolia Lindl.
F. v. Müller, W.-Australien.

Blätter reduziert; Zweige im Querschnitt rundlich mit drei schwach hervortretenden Ecken, Dickendurchmesser 1,6 mm.

Epidermiszellen ziemlich gross mit geraden, dicken Seitenrändern und mit stark verdickten, vorgewölbten, meist zu kegelförmigen, massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, etwas eingesenkt, mit drei kleineren nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. Kaminwand stark verdickt. — Mark aus sehr grossen, weitlumigen Zellen bestehend, welche durch starke Verdickung und Tüpfelung der Wände ausgezeichnet sind. — Leitbündelring durch reichliches sklerosiertes Interfascicularholz zusammenschliessend und mit mässig kräftigen Hartbastgruppen versehen, welche meist vom parenchymatischen Pericykel eingeschlossen werden. Nur die drei den Kanten des Zweiges entsprechenden Sklerenchymgruppen sind stark entwickelt und dringen in das Palissadengewebe teilweise ein.

Palissadengewebe zweischichtig, ziemlich schmalzellig, äussere Schicht etwas stärkerwandig und breiterzellig. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia colletioides Meissn.
Preiss No. 1180a, Nov. Holland.

Blätter reduziert; Zweige im Querschnitt kreisrund, Dickendurchmesser 1,35 mm.

Epidermiszellen in der Längsrichtung der Axe meist etwas gestreckt mit ziemlich geraden, mässig dicken, getüpfelten Seitenrändern und ziemlich stark verdickten, meist zu niederen, massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. — Unter der Epidermis einschichtiges Hypoderm, bestehend aus etwas höheren Zellen mit mässig dicken, getüpfelten Wänden. — Spaltöffnungen gross, mit dem Spalte parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, mit meist drei nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. — Mark grosszellig, stark dickwandig. — Leitbündelring durch reichliches Holzfasergewebe dicht zusammenschliessend, mit ziemlich kräftigen Hartbastgruppen, die meist nur wenig ins Palissadengewebe eindringen. — Pericykel drei- bis vierschichtig, etwas dickwandig. — Palissadengewebe dreischichtig, typisch schmalzellig. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes, ziemlich häufig auch in der Markperipherie. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia cordata Sm.
Preis No. 1136, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen beiderseits mit wellig gebogenen, dünnen Seitenrändern und ziemlich dicken, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, im Niveau der Epidermis gelegen, mit meist zwei, seltener drei Nebenzellen. — Blattbau bifazial. — Palissadengewebe ein- bis zweischichtig, breit- und kurzgliedrig, untere Schicht mit Übergängen in das lockere Schwammgewebe. — Nerven. Gefässbündel in zwei Reihen angeordnet, und je zwei mit ihren Holzteilen sich berührend. Mittetrippe und die grösseren Nerven mit starken, bis zur beiderseitigen Epidermis vordringenden Hartbastbelegen versehen, daher durchgehend. — Krystalle.

Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia corymbosa Sm.
Sieber No. 350, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen mit schwach gebogenen, mässig dicken, getüpfelten Seitenrändern und stark verdickten, vielfach kurz wulstig vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen beiderseits, gross, richtungslos, mit der Epidermis auf gleicher Höhe, mit drei bis vier nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig, äussere Schicht breitzellig, schwach hypodermartig, innere Schicht kleiner- und schmälerzellig. — Schwammgewebe ziemlich dicht. — Nerven. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen verbundenen Leitbündeln; Nervenleitbündel der Spreitenhälften in zwei Reihen angeordnet, mit den Holzteilen sich zugekehrt und vielfach sich berührend. Sämtliche Gefässbündel mit Hartbastgruppen, welche besonders in der Mittelrippe und den beiden Randnerven kräftig entwickelt sind und das Palissadengewebe mehr oder weniger durchsetzen. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia corymbosa Sm. var. mimosoides Benth.
Beckler, Australien.

Blätter.

Epidermiszellen relativ klein mit schwach gebogenen, wenig dicken Seitenrändern und stark verdickten, zu niederen, massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen beiderseits, gross, richtungslos, etwas eingesenkt, mit drei bis vier nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe dreischichtig, ziemlich langgliedrig und schmalzellig. — Schwammgewebe dicht. — Nerven mit deutlichen Parenchymscheiden. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen verbundenen Gefässbündeln: Nervenleitbündel der Spreitenhälften in zwei Reihen angeordnet, mit den Holzteilen einander zugekehrt. Sämtliche Gefässbündel mit kräftigen, mehr oder weniger ins Palissadengewebe eindringenden Hartbastgruppen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia decurrens Meissn.
Preiss No. 1147, Nov. Holland,

Blätter vertikal gestellt, im Querschnitt eine längliche Ellipse bildend, 0,75 mm dick, 2,5 mm breit.

Epidermiszellen ziemlich klein mit ziemlich geraden, mässig dicken, getüpfelten Seitenrändern und stark verdickten, meist zu kleinen, massiv-papillösen Höckern sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen ziemlich gross, meist parallel zur Längsaxe des Blattes gestellt, annähnend im Niveau der Epidermis, mit drei bis fünf kleineren Nachbarzellen. — Bau. Mark im Zentrum grosszellig, ziemlich dickwandig, in der Peripherie eine kleinerzellige, stärkeführende Markscheide. Leitbündel durch ziemlich reichliches, sklerosiertes Interfascicularholz im Querschnitt zu einer Ellipse zusammenschliessend. Weiter nach aussen ein zwei- bis dreischichtiges, pericykelartiges Gewebe, unterbrochen vom Weichbast der einzelnen Leitbündel und schliesslich subepidermal zwei- bis dreischichtiges Palissadengewebe, in welches die dem Weichbast angelagerten kräftigen Hartbastgruppen meist ziemlich tief eindringen. Äusserste Schicht des Palissadengewebes von den inneren, typisch ausgebildeten etwas differenziert. — Krystalle. Zahreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia divaricata Benth.
Preiss No. 1167, Nov. Holland.

Blätter reduziert; Zweige rundlich, im Querschnitt achtseitig, Dickendurchmesser 1,3 mm.

Epidermiszellen relativ klein mit geraden, ziemlich dicken Seitenrändern und stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen mit dem Spalte fast ausnahmslos senkrecht zur Längsaxe des Sprosses gestellt, annähernd im Niveau der Epidermis, mit meist vier, seltener mehr Nachbarzellen. — Bau. Im Zentrum des Querschnitts weitlumiges, durch Verdickung und Tüpfelung der Wände ausgezeichnetes Markgewebe. Leitbündelring durch reichliches Holzfasergewebe zusammenschliessend; die den acht Kanten des Zweiges entsprechenden Gefässbündel mit kräftigen Pericykel und Palissadengewebe bis zur Epidermis durchsetzenden Hartbastplatten, die übrigen mit wenig oder meist keinem

Sklerenchym versehen. Nach aussen vom Leitbündelring ein mehrschichtiger, parenchymatischer Pericykel, in welchem noch zahlreiche schwache, untereinander anastomosierende, rücksichtlich Holz- und Bastteil umgekehrt orientierte Leitbündel verlaufen, deren Weichbast stärker entwickelt ist, als der aus wenigen engen Spiraltracheen bestehende Holzteil. Subepidermal dreischichtiges Palissadengewebe, dessen äusserste Schicht hypodermartig, etwas kürzer- oder breitergliedrig ist, als die beiden inneren, typisch ausgebildeten. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes, häufig auch im Pericykel. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia flexuosa Benth.
Preiss No. 1180, Nov. Holland.

Blätter vertikal gestellt, im Querschnitt oval, 0,9 mm dick, 1,6 mm breit.

Epidermiszellen mit geraden, dicken und getüpfelten Seitenrändern und sehr stark verdickten, meist zu niederen, massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen ziemlich parallel zur Längsaxe des Blattes gestellt, annähernd im Niveau der Epidermis gelegen, mit drei bis vier kleineren Nachbarzellen. — Bau. Im Zentrum dickwandiges, grosszelliges, der Peripherie zu kleinerzelliges Mark. Hieran anschliessend die zu einer Ellipse angeordneten, durch Interfascicularparenchym von der Struktur des kleinerzelligen Markgewebes von einander getrennten Leitbündel, welche teilweise kleinere Gruppen sklerosierter Holzfasern besitzen und sämtlich mit ziemlich kräftigen, mehr oder weniger ins subepidermale Palissadengewebe eindringenden Hartbastgruppen versehen sind. Palissadengewebe im wesentlichen dreischichtig, äusserste Schicht etwas breitergliedrig als die inneren typischen, hypodermartig differenziert. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia genistifolia A. Cunn.
F. v. Müller, Australien.

Blätter vertikal gestellt, stielrund, Dickendurchmesser 1,15 mm.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Blattes gestreckt mit geraden, mässig dicken, getüpfelten Seitenrändern und sehr

stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Blattes gestellt, annähernd im Niveau der Epidermis, mit meist vier und mehr Nachbarzellen. — Bau. Mark grosszellig, nicht dickwandig, umgeben von einer kleinerzelligen, dickwandigen Markscheide; Gefässbündelring breit, durch reichliches sklerosiertes Holzprosenchym zusammenschliessend, mit mehr oder weniger kräftigen, im Pericykelparenchym eingebetteten Hartbastgruppen. Um den Leitbündelring ein drei- bis vierschichtiges, ziemlich kleinlumiges pericykelartiges Gewebe und sodann nach aussen dreischichtiges Palissadengewebe, dessen innere Schichten typisch schmalzellig sind, während die äussere breitzellige und stärkerwandige deutlich hypodermartig differenziert ist. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia hakeoides Meissn.

Preiss $\frac{1156}{1157}$, Nov. Holland.

Blätter vertikal gestellt, stielrund, Dickendurchmesser 1 mm.

Epidermiszellen mit ziemlich geraden, dicken, getüpfelten Seitenrändern und stark verdickten, zu niederen, massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen parallel zur Längsaxe des Blattes gestellt, im Niveau der Epidermis, mit drei bis fünf Nachbarzellen. — Mark gross, im Zentrum sehr weitlumig, relativ dünnwandig, in der Peripherie kleinerzellig, dickwandig. Gefässbündelring ziemlich schmal mit wenigen sklerosierten Fasern im Holz, dagegen mit mehr oder minder kräftigen Hartbastgruppen, welche im allgemeinen wenig in das nach aussen folgende Assimilationsgewebe vordringen. Um den Leitbündelring ein zwei- bis dreischichtiges pericykelartiges Gewebe, sodann nach aussen zweischichtiges Palissadengewebe; innere Schichte schmalzellig, äussere kürzer- und breiterzellig, sowie etwas stärkerwandig ausgebildet und hypodermartig differenziert. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia horrida Meissn.

Preiss No. 1171, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen mit ziemlich geraden, mässig dicken, getüpfel-

ten Seitenrändern und stark verdickten, kurz papillös vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen richtungslos, im Niveau der Epidermis, mit meist vier Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig, ziemlich langgliedrig und schmalzellig. — In der Mitte ziemlich grosslumiges Grundparenchym. — Nerven. Mittelrippe und zum Teil auch die grossen Seitennerven aus zwei mit ihren Holzteilen sich berührenden Leitbündeln bestehend, die übrigen Nerven im Querschnitt in einer Reihe angeordnet und mit den Holzteilen abwechselnd nach der einen und andern Blattseite gerichtet. Sämtliche Gefässbündel mit ziemlich kräftigen, teilweise in das Palissadengewebe eindringenden Hartbastgruppen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia incrassata Sm.

Preis No. $\frac{1164}{1168}$, Nov. Holland.

Blätter vertikal gestellt, im Querschnitt elliptisch, 0,85 mm dick, 1,7 mm breit.

Epidermiszellen ziemlich gross mit ziemlich geraden, dicken, getüpfelten Seitenrändern und verdickten, meist kurz papillös vorgewölbten Aussenwänden. — Darunter ein einschichtiges Hypoderm aus bedeutend höheren Zellen mit mässig dicken und getüpfelten Seitenwänden. — Spaltöffnungen gross, richtungslos, annähernd im Niveau der Epidermis, mit vier- bis fünf Nachbarzellen. — Mark aus weitlumigen Zellen mit dicken, getüpfelten Wänden. — Gefässbündel im Querschnitt in einer länglichen Ellipse angeordnet, mit wenig sklerosierten Holzfasern und mit ziemlich kräftigen, zum Teil in das Palissadengewebe eindringenden Hartbastgruppen. — Um das Leitbündelsystem pericykelartiges Gewebe und dann nach aussen dreischichtiges, typisches Palissadengewebe. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daiesia juncea Sm.

Preiss No. 1159, Nov. Holland.

Blätter reduziert; Zweige stielrund, Dickendurchmesser 1,3 mm. Epidermiszellen gross in der Längsrichtung des Sprosses ge-

streckt mit ziemlich geraden, dicken, getüpfelten Seitenrändern und mit stark verdickten, körnig punktierten, teilweise zu niederen, massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. Die Punktierung ist dadurch veranlasst, dass der innere Teil der Aussenwand in Form schmaler Plättchen und Stäbchen in den cutinisierten Teil eindringt. — Spaltöffnungen gross, parallel zur Längsaxe des Sprosses gestellt, annähernd im Niveau der Epidermis. — Mark reichlich entwickelt, wie bei D. horrida. — Leitbündelring zusammenhängend mit kleineren Gruppen sklerosierter Holzfasern. — Pericykel mehrschichtig, die ziemlich kräftigen, dem Weichbast angelagerten Hartbastgruppen einschliessend; äusserste Zelllage des Pericykels durch mässige Wandverdickung als eine Art Endodermis differenziert. — Palissadengewebe zweischichtig, äussere Schicht hypodermartig, aus breiteren und stärkerwandigen Zellen bestehend als die innere. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. Ausserdem in der inneren Palissadenzellenschicht ziemlich viel prismatische Krystalle, welche in eine Verdickung der Wand ihrer Trägerzellen eingewachsen sind. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia latifolia R. Br.
F. v. Müller, Australien.

Blätter.

Epidermiszellen mit ziemlich geraden bis schwach gebogenen, wenig dicken Seitenrändern und mässig verdickten, wenig vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen beiderseits, richtungslos, im Niveau der Epidermis, mit drei bis vier Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe zwei- bis dreischichtig, zum Teil ziemlich kurzgliedrig. — In der Mitte reichliches, ziemlich lockeres Schwammparenchym. — Nerven. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen verbundenen Leitbündeln; Nervenleitbündel der Spreitenhälften in zwei Reihen angeordnet, mit den Holzteilen sich zugekehrt, die grösseren sich berührend. Gefässbündel der Mittelrippe und grösseren Seitennerven mit kräftigen, das Palissadengewebe bis zur Epidermis durchsetzenden Hartbastgruppen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia longifolia Benth.
Preiss No. 1184, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen in der Längsrichtung des Blattes etwas gestreckt, mit ziemlich geraden, wenig dicken Seitenrändern und mässig verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. Subepidermal einschichtiges, aus dem Palissadengewebe stark differenziertes, aus mässig dünnwandigen Zellen bestehendes hypodermartiges Gewebe. — Spaltöffnungen beiderseits, ziemlich richtungslos, annähernd im Niveau der Epidermis, mit meist vier, etwas kleineren Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe zwei- bis dreischichtig, kurzgliedrig. — In der Mitte grundparenchymartiges Gewebe. — Nerven mit deutlicher Parenchymscheide. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen verbundenen Leitbündeln; Nervenleitbündel der Spreitenhälften in zwei Reihen mit den Holzteilen sich zugekehrt, grössere Nerven sich berührend. Sämtliche Gefässbündel mit mehr oder weniger kräftigen Hartbastgruppen, die der Mittelrippe und den beiden Randnerven des Palissadengewebes bis zur Epidermis durchsetzend. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes; ausserdem im Palissadengewebe styloidenartige Krystalle, welche mit dem Ende in eine kräftige Verdickung der Wand ihrer Trägerzellen eingebettet sind. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia microphylla Benth.
Preiss No. 1150, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen mit ziemlich geraden bis schwach gebogenen, mässig dicken Seitenrändern und mässig verdickten, wenig vorgewölbten Aussenwänden. — Subepidermal einschichtiges hypodermartiges Gewebe, wie bei D. longifolia. — Spaltöffnungen beiderseits. richtungslos, im Niveau der Epidermis, mit meist vier bis fünf Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig, typisch langgliedrig. — In der Mitte eine schmale Zone schwammgewebeartigen Parenchyms. — Nerven. Leitbündel in zwei Reihen angeordnet, mit den Holzteilen sich zugekehrt und mit mehr oder weniger kräftigen, in das Palissadengewebe nur wenig eindringenden Hartbastgruppen. Eine ausgesprochene Mittelrippe ist nicht ausgebildet, dagegen stossen an den Blatträndern meist je

drei kräftige Gefässbündel mit ihren Holzteilen bezw. den dieselben begleitenden Sklerenchymfasergruppen zusammen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia nudiflora Meissn.
Preiss No. 1143, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen mit meist schwach gebogenen, mässig dicken, getüpfelten Seitenrändern und ziemlich stark verdickten, mit niederen, massiven Papillen versehenen Aussenwänden. — Spaltöffnungen beiderseits, ziemlich richtungslos, annähernd im Niveau der Epidermis, mit drei bis vier Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig, ziemlich breit- und kurzgliedrig. — In der Mitte ziemlich lockeres Schwammparenchym. — Nerven. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen sich berührenden, und mit sklerosiertem Holzprosenchym versehenen Gefässbündeln bezw. Gefässbündelsystemen, in welchen das obere schwächer ausgebildet ist. Nervenleitbündel der Spreitenhälften in einer Reihe angeordnet und mit den Holzteilen abwechselnd nach der einen und andern Blattseite gerichtet. Sämtliche Gefässbündel mit kräftigen Hartbastgruppen versehen. — Von diesem Hartbast zweigen einzelne Sklerenchymfasern in das Mesophyll ab und verlaufen darin in der Mehrzahl parallel zur Längsaxe des Blattes, zum Teil auch unregelmässig in der Blattfläche, stellenweise bis zur Epidermis vordringend. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia oppositifolia Endl.
Preiss No. 856. Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen gross, mit ziemlich geraden, dicken Seitenrändern und mit sehr stark verdickten punktierten Aussenwänden. Diese Punktierung ist durch Eindringen von Cellulosestäbchen in den cutinisierten Teil der Aussenwand bedingt. — Unter der Epidermis weitlumiges, dickwandiges, aus relativ hohen Zellen bestehendes Hypoderm. — Spaltöffnungen beiderseits, relativ gross, richtungslos, annähernd im Niveau der Epidermis, mit drei nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissaden-

gewebe zweischichtig, ziemlich breit- und mässig langgliedrig. — Schwammgewebe ziemlich dicht. — Nerven mit deutlicher Parenchymscheide. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen zusammenstossenden Leitbündeln bestehend; Nervenleitbündel der Spreitenhälften in zwei Reihen, mit den Holzteilen sich zugekehrt. Sämtliche Gefässbündel mit mehr oder weniger kräftig entwickelten Hartbastgruppen, diese besonders stark in der Mittelrippe und den beiden Randnerven. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia pedunculata Benth.
Preiss No. 1043, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen mit meist schwach gebogenen, mässig dicken, getüpfelten Seitenrändern und mit ziemlich stark verdickten, zum Teil mit niederen massiven Papillen versehenen Aussenwänden, welche innere Streifung zeigen. — Spaltöffnungen ziemlich gross, richtungslos, annähernd im Niveau der Epidermis, mit drei bis vier kleineren nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig, ziemlich breitzellig und kurzgliedrig. Schwammgewebe ziemlich dicht, auf wenige Zelllagen beschränkt. — Nerven. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen verbundenen Leitbündeln, Nervenleitbündel der Spreitenhälften in zwei Reihen angeordnet, mit ihren Holzteilen sich zugekehrt. Sämtliche Gefässbündel mit Hartbastgruppen, diese besonders kräftig in der Mittelrippe und den beiden Randnerven. Stellenweise Sklerenchymfasern von den Gefässbündeln abzweigend und eine kurze Strecke ins Mesophyll dringend. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle zahlreich in Begleitung des Hartbastes. — Trichome am Stengel, meist einzellig, als lange Papillen ausgebildet, mit dicker körnig punktierter Wand.

Daviesia polyphylla Benth.
Preiss No. 1149, Nov. Holland.

Blätter vertikal gestellt.

Epidermiszellen mit ziemlich geraden, dicken, getüpfelten Seitenrändern und stark verdickten, vorgewölbten, zum Teil zu niederen, massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden mit

innerer Zeichnung. — Unter der Epidermis einschichtiges hypoderm artiges Gewebe, wie bei D. longifolia. — Spaltöffnungen ziemlich gross, richtungslos, annähernd im Niveau der Epidermis, mit drei bis vier kleineren Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig, typisch, langgliedrig. — In der Mitte dichtes Schwammparenchym. — Nerven. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen verbundenen Leitbündeln; Nervenleitbündel der Spreitenhälften in zwei Reihen angeordnet und mit dem Xylem sich zugekehrt; beide Randnerven aus je drei mit ihren Holzteilen, bezw. den dieselben begleitenden Sklerenchymfasergruppen sich zugekehrten Leitbündeln. Sämtliche Gefässbündel mit ziemlich kräftigen Hartbastgruppen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia squarrosa Sm.
Sieber No. 348, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen in der Längsaxe des Blattes gestreckt, mit wenig dicken, schwach gebogenen Seitenrändern und mit mässig dicken, vorgewölbten, zum Teil zu niederen, massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen beiderseits, richtungslos, annähernd im Niveau der Epidermis, mit meist drei kleineren Nachbarzellen. — Blattbau subzentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig, oberseits mässig langgliedrig, unterseits ziemlich kurzgliedrig; die subepidermale Schichte beiderseits grösserzellig, abweichend vom übrigen Palissadengewebe, hypodermartig ausgebildet. In der Mitte mässig lokeres Schwammparenchym. — Nerven. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen sich berührenden Leitbündeln; Nervenleitbündel der Spreitenhälften in einer Reihe angeordnet, mit den Holzteilen abwechselnd nach der einen und andern Blattseite gerichtet. Sämtliche Gefässbündel mit mehr oder weniger kräftigen Hartbastgruppen, die der Mittelrippe stark entwickelt, das Palissadengewebe bis zur Epidermis durchsetzend. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome am Stengel, einzellig, relativ kurz, in der Form langer, fingeriger Papillen ausgebildet.

Daviesia ulicina Sm.

F. v. Müller, Australien.

Blätter.

Epidermiszellen mit ziemlich geraden, wenig dicken und getüpfelten Seitenrändern und mit ziemlich stark verdickten, vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen beiderseits, richtungslos, annähernd im Niveau der Epidermis, mit drei kleineren nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. — Blattbau subzentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig, oberseits ziemlich langgliedrig, unterseits kurzgliedrig, fast schwammparenchymartig; subepidermale Schichte beiderseits etwas grösserzellig, vom übrigen Palissadengewebe etwas abweichend, hypodermartig ausgebildet. — Schwammgewebe ziemlich dicht. — Nerven. Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen sich berührenden Leitbündeln, Nervenleitbündel der Spreitenhälften in einer Reihe angeordnet, mit den Holzteilen abwechselnd nach der einen und andern Blattseite gerichtet. Sämtliche Gefässbündel mit Hartbastgruppen versehen, die der Mittelrippe und die randständigen mit besonders starken. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Harthastes. — Trichome am Stengel, einzellig, als Papillen ausgebildet, wie bei D. squarrosa.

Daviesia ulicina Sm. var. ruscifolia Benth.

R. C. Gunn, Tasmania.

Blätter.

Epidermiszellen mit ziemlich geradlinigen, mässig dicken, getüpfelten Seitenrändern und ziemlich stark verdickten, erheblich vorgewölbten Aussenwänden. — Spaltöffnungen ziemlich gross, richtungslos, annähernd im Niveau der Epidermis, mit drei keineren Nachbarzellen. — Blattbau subzentrisch. — Palissadengewebe zweischichtig; oberseits äusserste Schicht aus relativ grossen und breiten, vom übrigen Palissadengewebe abweichenden, hypodermartig ausgebildeten Zellen bestehend, innere Schicht typisch, schmalzellig, unterseits kurz- und breitgliedrig. — Schwammgewebe dicht. — Nerven wie bei D. ulicina. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Daviesia ulicina Sm. var. subumbellata Benth.

Labilladière, Nov. Holland.

Blätter.

Epidermiszellen mit ziemlich geraden, mässig dicken, getüpfelten

Seitenrändern und mit verdickten, vorgewölbten Aussenwänden, welche teilweise mit innerer Streifung versehen sind. — Spaltöffnungen beiderseits, richtungslos, annähernd im Niveau der Epidermis, mit meist drei kleineren Nachbarzellen. — Blattbau subzentrisch. — Palissadengewebe oberseits zweischichtig, schmalzellig; unterseits einschichtig, breitzellig. — Schwammgewebe locker. — Nerven mit deutlicher Parenchymscheide; Mittelrippe aus zwei mit ihren Holzteilen verbundenen Leitbündeln, welche mit starken beiderseitigen Hartbastbelegen versehen sind; Nervenleitbündel oder Spreitenhälften in zwei Reihen angeordnet, mit den Holzteilen sich zugekehrt und meist mit kleineren, die wandständigen mit stärkeren Hartbastgruppen. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle. in Begleitung des Hartbastes. — Trichome nicht beobachtet.

Aotus.

Die Blätter der in Rede stehenden Gattung sind durchweg einfach, meist klein, dabei ziemlich schmal, an den Rändern nach unten mehr oder weniger eingerollt und zum Teil spiralig, zum Teil in dreizählige Quirle angeordnet.

Als gemeinsame, anatomische Merkmale seien angeführt: das Fehlen von Drüsenhaaren, der dreizellige Bau der Trichome, der Mangel innerer Sekretionsorgane, dafür Gerbstoffidioblasten im Mesophyll, und die grossen Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems, sowie auch die mehr parenchymatische Ausbildung der mässig weitlumigen Sklerenchymzellen in den Seitennerven.

Bezüglich der Strukturverhältnisse im allgemeinen ist folgendes zu sagen. Die Epidermiszellen, in der Flächenansicht sämtlich polygonal, zeigen mit Ausnahme von Aotus cordifolia je nach ihrer Lage verschiedene Grösse und Ausbildung. Auf der Blattoberseite sind sie gross und mit dicken Aussenwänden versehen, welche durch innere Streifung oder grobwarzige Zeichnung ausgezeichnet sind, auf der Unterseite bezw. in den Furchen dieser sind sie erheblich kleiner wie oberseits, zum Teil mit stark papillös vorgestülpten Aussenwänden, während die der Mittelrippe entsprechende Partie der Unterseite aus langgestreckten Epidermiszellen mit vorgewölbten Aussenwänden sich zusammensetzt. Die Spaltöffnungen befinden

sich ausschliesslich auf der Unterseite bezw. in den Furchen, sind richtungslos angeordnet, meist eingesenkt und von mehreren Nachbarzellen umstellt. Die bereits obenerwähnte A. cordifolia ist demgegenüber durch gleichmässige Ausbildung der beiderseitigen, mit Spaltöffnungen besetzten Epidermis, durch das Fehlen der Papillenbildung und dann noch dadurch von den andern Arten unterschieden, dass die Spaltöffnungen rücksichtlich der Nebenzellen Rubiaceentypus besitzen. Verschleimung der Epidermis-Innenmembran auf der Oberseite und an den Rändern ist bei bestimmten Arten vorhanden. In dem Mesophyll, das je nach der Art zentrisch bis bifazial gebaut ist, treten bei allen untersuchten Arten weitlumige, sackförmig verbreiterte und mit braunem Inhaltsstoff erfüllte Zellen [1]) auf, welche bald mehr bald weniger reichlich beobachtet worden sind. Bezüglich der Nervatur ist hervorzuheben, dass die Mittelrippe durch dickwandige Sklerenchymfasergruppen kräftig entwickelt ist, während die übrigen nur wenig oder meist keine Sklerenchymfasern, dafür jedoch relativ weitlumige, mässig dickwandige, kürzere, mehr parenchymatische Sklerenchymzellen [2]) besitzen. Diese Form der Sklerenchymzellen in den Seitennerven ist für Aotus gegenüber allen vorangehenden Gattungen ganz charakteristisch. Kalkoxalat tritt meist reichlich in Form der gewöhnlichen, oft auffallend grossen Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems auf. Die Trichome tragen den Charakter typischer Papilionaceenhaare; die spitze Endzelle ist meist ziemlich dickwandig. Die die Grund- und Halszelle umschliessenden Epidermiszellen erheben sich bei wenigen Arten zu hohen, sockelartigen Höckern, welchen die Endzellen aufsitzen.

Aotus cordifolia Bth.
Preiss No. 1050, Nov. Holland.

Breite dünne Blätter.

Epidermiszellen beiderseits mit geraden, mässig dicken, getüpfelten Seitenwänden und wenig verdickten, schwach vorgewölbten Aussenwänden. Innenwände verschleimt. — Spaltöffnungen beiderseits richtungslos, im Niveau der Epidermis gelegen, mit zwei zum Spalte parallelen Nachbarzellen, von denen die eine kleiner als die

[1]) Im folgenden als „Gerbstoffidioblasten“ bezeichnet.
[2]) Im folgenden kurz als „sklerotisches Parenchym“ bezeichnet.

andere. — Blattbau bifazial. — Palissadengewebe einschichtig, typisch langgliedrig. — Schwammgewebe sehr locker. — Nerven sämtlich durchgehend mit sklerotischem Parenchym, in der Mittelrippe auch noch englumige und dickwandige Sklerenchymfasern. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome nicht sehr zahlreich, beiderseits, dreizellig, Endzelle lang und spitz, englumig und dickwandig.

Aotus genistoides Turcz.
F. v. Müller, W.-Australien.

Mässig breite, mit den Rändern nach unten etwas umgerollte Blätter.

Obere Epidermiszellen mit geraden, ziemlich dicken und getüpfelten Seitenwänden und stark verdickten, grobwarzigen Aussenwänden. Innenwände verschleimt. — Untere Epidermiszellen kleiner wie die oberen, mit dünnen Seitenwänden und mässig dicken, zu fingerigen, an der Spitze fast massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen nur unterseits, richtungslos, mit drei nebenzellenähnlichen Nachbarzellen. — Blattbau bifazial. — Palissadengewebe einschichtig, typisch langgliedrig, mit einzelnen Gerbstoffidioblasten. — Schwammgewebe mässig dicht. — Nerven mit deutlicher Parenchymscheide. Mittelrippe mit kräftigen Gruppen sehr dickwandiger Sklerenchymfasern, Seitennerven mit sklerotischem Parenchym, seltener einzelne Fasern dabei. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome unterseits zahlreich, oberseits ziemlich spärlich, dreizellig, Endzelle wie bei A. cordifolia.

Aotus gracillima Meissn.
F. v. Müller, W.-Australien.

Schmale, kleine Rollblätter mit zwei unterseitigen, zur Mittelrippe parallelen Furchen.

Epidermiszellen der Oberseite und Ränder mit geraden, ziemlich dicken Seitenwänden, sehr stark verdickten, grobwarzigen Aussenwänden und verschleimten Innenwänden. — Epidermiszellen der Furchen mit geraden, dünnen Seitenwänden und wenig dicken Aussenwänden, welche zu fingerigen Papillen fast ohne Lumen sich erheben.— Spaltöffnungen in den Furchen, richtungslos, mit mehreren

Nachbarzellen. — Mesophyll. Unter Oberseite und Rändern einschichtiges, langgliedrig Palissadengewebe mit Gerbstoffidioblasten, zwischen Unterseite und Mittelrppe weitlichtiges, ziemlich dickwandiges Parenchym, sonst lückiges Schwammgewebe. — Nerven. Mittelrippe mit Gruppen dickwandiger Sklerenchymfasern. Seitennerven mit sklerotischem, etwas lappig ausgestrecktem Parenchym. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. Vereinzelte Prismen im Palissadengewebe. — Trichome unterseits zahlreich, oberseits spärlich, dreizellig, Endzelle körnig punktiert, sonst wie bei A. cordifolia.

Aotus mollis Benth.
F. v. Müller, S.-Australien.

Blätter wie bei A. gracillima.

Epidermiszellen der Oberseite und Ränder mit geraden, dicken, getüpfelten Seitenwänden und stark verdickten Aussenwänden, diese mit innerer Streifung. — Epidermiszellen der Furchen klein mit geraden, ziemlich dünnen Seitenrändern und mit wenig dicken, zu kurzen, fast massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen in den Furchen, richtungslos, mit drei- bis vier Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe oberseits zweibis dreischichtig, kurzzellig mit langen, die ganze Dicke des Palissadengewebes einnehmenden Gerbstoffidioblasten: unterseits zweischichtig, kurzgliedrig. — In der Mitte wenig Schwammgewebe. — Nerven mit deutlichen Parenchymscheiden. Mittelrippe mit kräftigen Gruppen dickwandiger Sklerenchymfasern, Seitennerven mit wenig solchen Fasern, sondern mehr mit sklerotischem Parenchym. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome spärlich, dreizellig, Endzelle wie bei A. cordifolia.

Aotus passerinoides Meissn.
F. v. Müller, W.-Australien.

Kleine, mässig breite, etwas nach unten umgerollte Blätter mit hervortretender Mittelrippe.

Obere Epidermiszellen gross mit geraden, dicken getüpfelten Seitenwänden und kräftig verdickten Aussenwänden, diese mit innerer Streifung. — Untere Epidermiszellen klein mit geraden, ziemlich dünnen Seitenwänden und mit ziemlich dicken, zu fingerigen Papillen

sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen unterseits, ziemlich tief eingesenkt, richtungslos, mit mehreren Nachbarzellen. — Blattbau bifazial. — Palissadengewebe einschichtig, ziemlich langgliedrig und schmalzellig; dazwischen vereinzelte Gerbstoffidioblasten. — Schwammgewebe locker. — Nerven wie bei A. mollis. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome wie bei A. cordifolia.

Aotus Preissii Meissn.
F. v. Müller, W.-Australien.

Blätter wenig eingerollt.

Obere Epidermiszellen gross mit geraden, dicken, getüpfelten Seitenwänden und mit starken verdickten, durch innere Streifung ausgezeichneten Aussenwänden. Innenwände verschleimt. — Untere Epidermiszellen klein mit geraden, dünnen Seitenwänden und kurzpapillösen Aussenwänden. — Spaltöffnungen unterseits, richtungslos, etwas eingesenkt, mit drei bis vier Nachbarzellen. — Blattbau zentrisch. — Palissadengewebe beiderseits zwei- bis dreischichtig, ziemlich schmal- und kurzgliedrig, dazwischen lange Gerbstoffidioblasten. — In der Mitte ganz wenig, stellenweise kein Schwammgewebe. — Nerven mit deutlichen Parenchymscheiden. Mittelrippe mit ziemlich kräftigen Gruppen dickwandiger Sklerenchymfasern, an welche sich ziemlich starkwandiges Parenchym bis zur beiderseitigen Epidermis anschliesst. Seitennerven zum Teil mit dickwandigen Sklerenchymfasern, zum Teil mit sklerotischem Parenchym. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle zahlreich in Begleitung des Gefässbündelsystems, vereinzelt auch im Palissadengewebe. — Trichome spärlich wie bei A. cordifolia.

Aotus villosa Sm.
F. v. Müller, Australien.

Blätter wenig eingerollt.

Obere Epidermiszellen gross mit geraden, dicken Seitenrändern und sehr stark verdickten Aussenwänden, diese mit innerer Streifung. Innenwände verschleimt. — Untere Epidermiszellen klein mit geraden, dünnen Seitenrändern und mit mässig dicken, zu kurzen massiven Papillen sich erhebenden Aussenwänden. — Spaltöffnungen unterseits richtungslos, mässig tief eingesenkt mit meist drei Nachbarzellen. Blattbau subzentrisch. — Palissadengewebe oberseits

zwei- bis dreischichtig, schmalzellig und ziemlich kurzgliedrig, dazwischen einzelne lange Gerbstoffidioblasten; unterseits einschichtig, kurzgliedrig. — Schwammgewebe locker. — Nerven mit deutlichen Parenchymscheiden. Mittelrippe mit kleineren Gruppen dickwandiger Sklerenchymfasern, Seitennerven mit sklerotischem Parenchym. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems. — Trichome wie bei A. cordifolia. Die die Grund- und Halszelle einschliessenden Epidermiszellen erheben sich ziemlich hoch sockelartig über das Niveau der übrigen Epidermis.

Phyllota.

Die Arten der Gattung Phyllota besitzen einfache, an den Rändern nach unten umgerollte Blätter.

Hinsichtlich der anatomischen Merkmale schliessen sie sich der vorhergehenden Gattung eng an und auch in den Strukturverhältnissen zeigen sie mit den Aotus-Arten grosse Übereinstimmung. Die Epidermiszellen sind in der Flächenansicht oberseits grosspolygonal, in den unterseitigen Furchen kleinpolygonal und in der der Mittelrippe entsprechenden Partie der Unterseite auffallend langgestreckt. Die Spaltöffnungen, welche sich auf die Furchen beschränken, sind richtungslos gestellt und von mehreren gewöhnlichen Nachbarzellen umgeben. Der Hervorhebung wert erscheint das Vorkommen krystallinischer Körper in der oberseitigen Epidermis beider untersuchten Arten. Im Mesophyll treten sackförmige, lange und breite, mit braunem Inhalt erfüllte Gerbstoffidioblasten und in den Nerven relativ weitlumige, kürzere, mehr parenchmatische Sklerenchymzellen auf. Der oxalsaure Kalk hat die Form von grossen Einzelkrystallen und die Trichome besitzen die gewöhnliche Struktur der Papilionaceenhaare.

Phyllota barbata Benth.
Preiss Nro. 846, Nov. Holland.

Kleine Rollblätter mit je zwei tiefen und schmalen Längsfurchen auf der Unterseite.

Epidermiszellen der Oberseite und Ränder grosspolygonal mit mässig dicken, getüpfelten Seitenwänden und mit stark verdickten, grobwarzigen Aussenwänden. Innenwände verschleimt. — Epidermis-

zellen der Furchen kleinpolygonal mit relativ dünnen Seitenwänden und mit mässig dicken Aussenwänden, die sich zu fingerigen, fast massiven Papillen erheben. — Spaltöffnungen richtungslos, in den Furchen, mit mehreren Nachbarzellen. — Mesophyll. Unter der Oberseite zwei- bis dreischichtiges, mässig langgliedriges Palissadengewebe; zwischen unterseitiger Epidermis und Mittelrippe zwei- bis dreischichtiges kurz- und breitgliedriges Palissadengewebe; unter den Furchen ein- bis zweischichtiges breit- und mässig langliedriges, lockeres Palissadengewebe. In der Mitte wenig Schwammparenchym. Ausserdem im ganzen Mesophyll Gerbstoffidioblasten. — Nerven mit deutlicher Parenchymscheide. Mittelrippe mit schwach entwickelten Gruppen dickwandiger Sklerenchymfasern, Seitennerven mit sklerotischem Parenchym. — Krystalle. Zahlreiche grosse Einzelkrystalle in Begleitung des Gefässbündelsystems; ausserdem in der Epidermis, hauptsächlich in der Umgebung der Trichome ziemlich kleine, strahlbüschelartig angeordnete, krystallinische Körper. — Trichome dreizellig, von gewöhnlicher Struktur, Endzelle mässig dickwandig, ziemlich lang und spitz.

Phyllota phylicoides Benth.
Sieber No. 408, Australien.

Kleine Rollblätter mit je zwei Längsfurchen auf der Unterseite.

Epidermiszellen der Oberseite und Ränder grosspolygonal mit ziemlich dicken, getüpfelten Seitenwänden und stark verdickten, grobwarzigen Aussenwänden. Innenwände verschleimt. — Epidermiszellen der Furchen kleinpolygonal mit ziemlich dünnen Seitenwänden und mässig dicken Aussenwänden, die zu fingerigen, fast massiven Papillen sich erheben. — Spaltöffnungen in den Furchen, richtungslos, eingesenkt, mit mehreren (vier bis fünf) Nachbarzellen. — Mesophyll. Palissadengewebe oberseits zwei- bis dreischichtig, mässig langgliedrig, dazwischen Gerbstoffidioblasten, unter den Rändern und Furchen ein- bis zweischichtig, zwischen Unterseite und Mittelrippe stärkerwandiges Parenchym, in der Mitte wenig Schwammgewebe. — Nerven wie in voriger Art. — Krystalle. Grosse Einzelkrystalle in der Begleitung des Gefässbündelsystems; ausserdem kleine krystallinische Körper in der Epidermis. — Trichome dreizellig, von gewöhnlicher Struktur, Endzelle mässig dickwandig, ziemlich lang und spitz.

Beiträge
zur
Wissenschaftlichen Botanik.

HERAUSGEGEBEN

von

Prof. Dr. **M. Fünfstück.**

BAND V.

Mit 1 Tafel und 126 Abbildungen im Text.

STUTTGART.
A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann).
1906.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

INHALT.



Beiträge

zur

Wissenschaftlichen Botanik.

HERAUSGEGEBEN

von

Prof. Dr. M. Fünfstück.

BAND V.

ABTEILUNG 1.

STUTTGART.
A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann).
1903.

INHALT.

Mitteilung an die Autoren. Das Honorar beträgt M. 20.— pro Druckbogen. Die Zahlung der Honorare erfolgt 4 Wochen nach Erscheinen. Für Dissertationen, Abhandlungen, denen mehr als 2 Tafeln oder entsprechend viele Textbilder beizugeben sind und für Publikationen, von denen mehr als 120 Separatabdrücke an den Autor geliefert werden, wird kein Honorar gewährt. Bei Dissertationen hat der Autor die Kosten für Herstellung der Illustrationen auf Tafeln und im Text zu tragen.

Dem Autor werden 20 Sonderabdrücke gratis zur Verfügung gestellt. Weiteren Bedarf, sofern solcher bei der ersten Korrektur bestellt wird, liefert die Verlangshandlung zum Selbstkostenpreis mit 10 Prozent Aufschlag für Besorgungsspesen. Preisofferte steht, sobald Schriftsatz und Lithographie der Tafeln fertig sind, auf Wunsch vor der Bestellung zu Diensten.

Manuskripte und Korrekturensendungen sind an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. M. Fünfstück in Stuttgart, Kernerstr. 29, geschäftliche Mitteilungen etc. an die unterzeichnete Verlagshandlung zu richten.

A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann),
Stuttgart, Alleenstrasse 32.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Beiträge zur Kenntnis der Resedaceen

von

Hermann Morstatt.

Die Familie der Resedaceen hat verhältnismässig wenig die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt.

Zwar wurde die Blüte, an der so manches schon äusserlich Auffällige ist, in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts öfter zum Gegenstand teilweise absonderlicher Theorien gemacht, aber erst 1857 erschien eine umfassende Arbeit, die preisgekrönte „Monographie de la famille des Résédacées" von dem Systematiker Jean Müller (Argoviensis).

Während die vorhergehende Literatur über unsere Familie heutzutage so ziemlich wertlos ist, enthält die „Monographie" eine eingehende und wertvolle morphologische Beschreibung derselben neben anatomischen Untersuchungen, welche allerdings nur noch geringe Bedeutung haben. Den grössten Raum nimmt aber in Müllers Werk der systematische Teil ein, in welchem die damals bekannten sechzig Arten ausführlich behandelt sind.

Einzelheiten der Blüte sind auch seitdem noch ab und zu dargestellt worden. Auf ihre Entwicklung ist Payer in der „Organogénie comparée de la fleur" im Jahre 1854 näher eingegangen. Einige morphologische Ergänzungen hat Wydler (Flora 1853) gegeben. In Baillons „Histoire des plantes" vom Jahre 1872 findet sich eine kurze Beschreibung der Familie; darauf folgte dann 1878 die Darstellung der Blüte in Eichlers „Blütendiagrammen". Eine weitere Übersicht über die Resedaceen gab Hellwig im Jahre 1891 in Engler-Prantl „die natürlichen Pflanzenfamilien".

In anatomischer Hinsicht sind trotz der grossen Fortschritte dieses Gebietes der Botanik nur kurze Angaben von Vesque,

Volkens und Solereder hinzugekommen, über welche in den betreffenden Kapiteln näher zu berichten sein wird. Über die Zusammensetzung der Samenschale liegen Untersuchungen verschiedener Autoren vor, von denen Guignard, Holfert, Marloth und Strandmark hier genannt seien.

Diese kurze Übersicht über das Bekannte mag hier genügen; eingehende Angaben sollen erst in den einzelnen Abschnitten gemacht werden.

Von dieser interessanten Familie fehlt demnach eine neuere Darstellung, die sie unter die anatomisch näher bekannten Gruppen des Pflanzenreiches einreihen würde, und doch gehören hierher ausser der überall gezogenen Reseda odorata zwei weitverbreitete einheimische Arten. So musste insbesondere auch für die entwicklungsgeschichtlichen Fragen die allgemeine grundlegende Literatur herangezogen werden.

Aus dieser Sachlage ergab sich nun die Auswahl der hier behandelten Gegenstände und ihre Anordnung.

Die einzelnen Abschnitte sind:

I. Stammvegetationspunkt und Stammanatomie.
II. Blattanatomie.
III. Wurzelanatomie.
IV. Spitzenwachstum der Wurzel und Entstehung der Nebenwurzeln.
V. Blütenentwicklung.

Meine Untersuchungen wurden vom Sommer 1901 bis Herbst 1902 im botanischen Institut der Universität Heidelberg ausgeführt. Herrn Geh. Hofrat Pfitzer, meinem hochverehrten Lehrer, der mich zu dieser anregenden und lohnenden Arbeit veranlasste, möchte ich an dieser Stelle für die überaus wohlwollende Unterstützung und Förderung, die er mir dabei zu teil werden liess, meinen tiefempfundenen Dank aussprechen.

I. a) Stammvegetationspunkt.

Während die Morphologie des Stammes und seiner Auszweigungen sich in Müllers „Monographie“ in ausführlicher Weise beschrieben findet, ist der Vegetationsscheitel nur bei der Beschreibung der Keimpflanzen kurz erwähnt: (S. 11) „un nouveau

corps d'une forme obcônique très allongée, qui s'accroît par son sommet et qui y développe latéralement des feuilles. C'est la jeune tige".

An verschiedenen Stadien der Pflanzen habe ich nun die wachsende Stammspitze untersucht und dabei einige Unterschiede gefunden.

Wenn am Embryo die beiden Keimblattanlagen sich vorzuwölben beginnen, so ist damit in ihrer Mitte der Punkt bezeichnet, wo später das Wachstum des Stammes einsetzt. Doch ist hier noch keine entsprechende Differenzierung des Gewebes eingetreten.

Im reifen Samen von Reseda alba zeigte sich dann der Vegetationspunkt schon vollständig angelegt. Er bildet eine schwach vorgewölbte Erhebung, über der die Kotyledonen zusammenschliessen. (Abb. 1.)



Abb. 1. Stammvegetationspunkt im Samen von Reseda alba. Vergr. 250.

Der Vegetationspunkt zeichnet sich durch verhältnismässig grosse Zellen aus. Seine noch kaum verdickte Epidermis besteht auf dem Längsschnitt durch den Keimling aus etwa zehn Zellen, von denen einige noch neue Teilungswände aufweisen. Die Zellen sind nach aussen und innen ein wenig gewölbt, mit geraden Radialwänden, wie sie auch sonst an jungen Geweben vorkommen. Zu beiden Seiten in den Falten sind die Oberhautzellen sehr klein, während sie dann, auf die Kotyledonen übergehend, immer grösser werden und die in der Mitte gelegenen schliesslich bedeutend übertreffen. Es folgen dann zwei bis drei ziemlich regelmässige Reihen sechseckiger, grosser und zartwandiger Zellen des Periblems, das ebenfalls mit dem Innengewebe der Keimblätter durch kleinere Zellen verbunden ist. Dort wird auch dieses Gewebe sehr grosszellig, es entstehen würfelige Zellen, die allmählich in das Palissadenparenchym übergehen. Die weiter innen gelegenen Zellen des Vegetationspunktes werden dann grösser und ungleichmässig, sie gehen ohne scharfe Grenze in das Plerom über, an welches sich die beiden aus den Kotyledonen kommenden Procambiumstränge

anschliessen. Diese unregelmässige, innere Gruppe zwischen den Gabelästen des Leitgewebes ist der Anfang des Markes.

Vergleichen wir hiermit den Vegetationspunkt an einem Seitentrieb von Reseda lutea (Abb. 2), so finden wir nur geringfügige Unterschiede. Der Scheitel ist mehr gewölbt, fast halbkugelig; dementsprechend beträgt die Zahl der Epidermiszellen bei medianer Einstellung gesehen etwa fünfzehn bei gleicher Breite der Wölbung. Die Teilungen sind hier natürlicherweise viel zahlreicher zu beobachten als bei dem ruhenden Keimling. Das Periblem besteht aus etwa vier mehr regelmässigen Lagen von Zellen derselben Form und Grösse wie die oben beschriebenen. Der Übergang in das Plerom geht sehr langsam vor sich, die Zellen sind hier nicht so gross und ungleichmässig. Die mittlere Partie bildet das Mark und schliesst sich an dasjenige des Hauptstamms an.

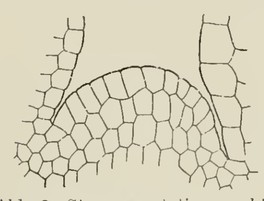


Abb. 2. Stammvegetationspunkt eines Seitentriebes von Reseda lutea. Vergr. 250.

Bei schwacher Vergrösserung lässt sich die Entstehung der kleinen seitlichen Blatthöcker am Vegetationspunkte genau verfolgen. (Abb. 3.) Auch die Blattstellung nach $^{2}/_{5}$ ist hierbei unschwer festzustellen. Etwas kompliziert wird das Bild durch die rasche Entwicklung von Basalzähnen, die hier ebenso wie bei der Blütenentwicklung zum Schutze der zarten Spitze dienen. Während das jüngste Blatt nur erst als ein ganz schwacher seitlicher Höcker angedeutet ist und das zweite Blatt als kleiner einfacher Lappen erscheint, zeigt sich an dem folgenden dritten schon zu beiden Seiten dicht über der Insertionsstelle die Anlage der Basalzähne als schwache Ausbuchtung. Das betreffende Blatt ist noch nicht einen halben Millimeter lang. Beim vierten Blatt sind die Basalzähne schon getrennte parallele Ausgliederungen und messen etwa 0,1 Millimeter. Das fünfte Blatt hat annähernd einen Millimeter Länge erreicht, seine Basalzähne sind etwa halb so lang. Sie sind jetzt von den jüngeren Blättern äusserlich wenig, in ihrem inneren Bau jedoch sehr verschieden, da ihre Epidermiszellen schon die charakteristische pris-



Abb. 3. Spitze eines Seitentriebes von Reseda lutea. Vergr. 45.

matische, radialgestellte Form angenommen haben. Aus den Blättern verlaufen nun die ersten Spiraltracheen in den Stamm und bilden später dort den Gefässbündelkreis. Dabei sind die einzelnen Querwände der Reihe, die zum Spiralgefäss wird, noch gut zu erkennen.

Betrachten wir die Gewebeanordnung des Stamminternodiums unterhalb der ersten Blätter, so finden wir auf dem Längsschnitt unter der Epidermis einige grosszellige Periblemlagen in Reihen, daran grenzend die schmalen und gestreckten, sehr dünnwandigen Pleromzellen, in denen die Spiralverdickung einzelner Reihen im Anschluss an die aus den Blättern kommenden Bündelstränge schon eingetreten ist. Die Mitte, etwa die Hälfte des Gesamtdurchmessers, wird vom Mark eingenommen, das aus breiten, elliptischen Zellen mit schon etwas dickerer Wandung besteht.

Der von den Tragblättern der Blüte und ihren Basalzähnen eingehüllte Vegetationspunkt des blühenden Triebes unterscheidet sich von den bisher beschriebenen erheblich. Seine äussere Form ist bei den verschiedenen Arten im wesentlichen gleich, nur etwas mehr oder weniger weit vorgewölbt.

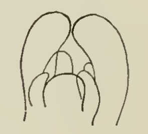


Abb. 4. Spitze eines blühenden Triebes von Reseda odorata. Vergr. 45.

Bei Reseda odorata (Abb. 4) ist der Sprossscheitel weit herausgehoben, jedoch nicht kegelförmig, sondern über zylindrischer Basis halbkugelig gewölbt. Sämtliche Zellen sind sehr klein, im ganzen Gewebe treten überall neue Teilungen ein.

Der Längsschnitt zeigt daher mehr als doppelt so viele Zellen des Dermatogens, als beim vorhergehenden Objekt. Diese Zellen sind viel kleiner, als alle bisher beschriebenen Oberhautzellen. Das Periblem setzt sich aus ungefähr sieben konzentrischen Lagen ebenfalls sehr kleiner, meist sechseckiger Zellen zusammen. In der Mitte des Körpers und nach unten zu nehmen die Zellen mehr und mehr längliche Form an, sie gehen so in das Plerom über, ohne dass irgendwo eine sichere Grenze dieser beiden Meristeme angegeben werden kann. — An diesem Vegetationsscheitel entstehen seitlich die Tragblätter der Blüten mit einer, einem höheren Gliede der Hauptreihe entsprechenden Divergenz als die Laubblätter. Die ersten Höcker treten am Rande der Wölbung auf, wobei dann der Vegetationskegel flacher wird. Auch hier wachsen die Basalzähne,

ursprünglich seitliche Auswüchse der Blatthöcker, rasch heran. Gleich nach ihnen kommt auch der Höcker der Blütenanlage in der Achsel des Tragblattes zum Vorschein.

b) Stammanatomie.

Zur Stammanatomie der Resedaceen finden sich einige Hinweise in der Literatur. In Müllers Monographie ist sie zwar verhältnismässig ausführlich behandelt; doch ist es, da seitdem beinahe fünfzig Jahre verflossen sind, wohl gerechtfertigt, aufs neue darauf einzugehen. Zudem soll hier auch die Vergleichung der verschiedenen Arten mehr berücksichtigt werden. Eine im Jahre 1883 erschienene Abhandlung von Vesque „De l'anatomie comparée des tissus" (S. 311 ff.) führt nur kurz einiges Charakteristische über Haare und Spaltöffnungen an; der betreffende Abschnitt der Arbeit befasst sich jedoch fast ausschliesslich mit der Blattanatomie. In seiner „Flora der ägyptisch-arabischen Wüste" (S. 98—101) hat Volkens eine Anzahl von Arten aus der Familie kurz beschrieben und auf besondere klimatische Anpassungen hingewiesen. So ist z. B. die Verschleimung der Innenmembran von Epidermiszellen erwähnt. Dabei ist der allgemeine anatomische Charakter dieser Pflanzen, soweit die Abbildungen dies erkennen lassen, im wesentlichen derselbe wie bei unsern einheimischen Arten. Der Verfasser hat sich jedoch, dem Zweck seines Buches entsprechend, nur auf die ihm auffallenden Besonderheiten beschränkt. Einige kurze Angaben über Ochradenus finden sich in Solereders Dissertation „über die Holzstruktur der Dikotyledonen" (S. 63). Seine Behandlung der Familie in dem grösseren Werke: „Systematische Anatomie der Dikotyledonen" (S. 88) beruht fast gänzlich auf den kurzen Notizen von Vesque und den Angaben von Volkens, die nicht durchweg verallgemeinert werden dürfen, da sie sich meist auf Ausnahmefälle bei Xerophyten beziehen. Die „Monographie" hat Solereder garnicht erwähnt. So liefert gerade seine Übersicht den besten Beweis dafür, wie wenig die Anatomie dieser Familie bisher bekannt ist.

Die folgenden Untersuchungen wurden ausgeführt an frischem oder in fünfzigprozentigem Alkohol konservierten Material der teils wildwachsenden, teils im botanischen Garten angebauten

Arten. Herbarmaterial wurde nicht zur Vergleichung herangezogen.

Die kantigen Stengel sind mit zehn oder mehr Kanten versehen, welche von den herablaufenden Blattbasen herrühren; es gehören je zwei Kanten zu einem Blatt. Unter der grosszelligen Epidermis liegt ein mehrschichtiges grünes Gewebe. In der primären Rinde ist ein Ring von Sklerenchymfasern vorhanden, welche durch das Dickenwachstum auseinandergerückt werden, so dass sie dann vereinzelt oder in kleinen Gruppen liegen. Auf ein in regelmässigen Reihen liegendes Phloem folgt der von zahlreichen, gradlinigen Markstrahlen durchzogene Holzkörper, dessen Bau dadurch eine sehr gleichmässig strahlige Beschaffenheit zeigt. Die primären Gefässe liegen in dünnwandigem Gewebe, das einen, mit nur geringen Einbuchtungen in das grosszellige Mark verlaufenden Ring bildet. Die älteren Stengelteile sind hohl.

Bei Reseda lutea besteht die Oberhaut, auf dem Querschnitt betrachtet, aus rundlichen oder breiten Zellen, deren Innen- und Aussenwände stark gewölbt sind. Letztere sind zugleich verdickt und mit starker Cuticula versehen. Die Epidermiszellen sind von aussen gesehen langgestreckt und schmal mit zugespitzten Enden oder durch Querwände abgeschlossen. Die zu den Stengelkanten gehörenden Oberhautzellen sind breiter und dickwandiger als die übrigen; häufig sind auch hier besonders grosse, als blasige Papillen vortretende Zellen vorhanden. An den herablaufenden Kanten finden sich auch vereinzelte Haare, die mit blossem Auge betrachtet, weiss und glänzend aussehen. Sie sind einzellig, bis einen Millimeter lang, sehr weit und dickwandig. Diese vergrösserten Epidermiszellen sind teilweise auch kürzere, kugelige bis kegelförmige Gebilde. Es sind also Übergänge von den Papillen zu den Haaren vorhanden und unterscheiden sich beide nur durch ihre Längenausdehnung. Alle diese Formen endigen mit runder Wölbung; scharf zugespitzte Haare fehlen. Überall fallen die deutlichen Cuticularleisten auf. An den gewöhnlichen langgestreckten Zellen verlaufen sie ungefähr parallel der Längsrichtung; bei den Papillen sind sie am stärksten entwickelt und gehen radial von der Mitte der Erhebung aus. Auch die Haare zeigen die feinen Linien dieser Verdickung sehr gut.

In der Epidermis des Stengels liegen zahlreiche Spaltöffnungen

in gleicher Höhe wie die übrigen Zellen, oft mehrere dicht nebeneinander. Der Spalt ist stets längsgerichtet, Nebenzellen sind nicht vorhanden. Die Spaltöffnungen fehlen den breiteren Zellreihen an den Stengelkanten. Dem Mangel der Nebenzellen entspricht die einfache Entstehung der mit kleinen Hörnchen versehenen Stomata. Sie werden meist an den zugespitzten Enden junger Zellen angelegt, indem von deren Spitze durch eine schräge Wand ein länglich-dreieckiges Stück abgespalten wird. Die so entstandene Mutterzelle der Schliesszellen wird beim Weiterwachsen breit und rundlich, indem sich ihre Wände in die benachbarten Zellen einwölben; sie zerfällt dann durch Längsteilung in die zwei gleichgrossen Schliesszellen, die nachträglich eine längliche Form annehmen. An den mit quergestellter Wand abgegrenzten Zellen beginnt die Bildung der Spaltöffnungen mit einer neuen, der ersten parallelen Querwand. Die neue Zelle, die nun ein längliches Viereck bildet, spaltet sich gleich darauf der Länge nach. Die fertigen Spaltöffnungen liegen dann gewöhnlich zwischen zwei langen Zellen und sind etwas breiter als die letzteren. Auf dem Querschnitt befinden sich die Schliesszellen zwischen zwei besonders grossen Oberhautzellen, die mit ihnen die Atemhöhle abschliessen. Die aus den spitzen Zellenden entstandenen schieben sich beim Wachsen so zwischen die angrenzenden Zellen ein, dass später ihre Ursprungszelle nicht mehr erkennbar ist. Dabei kommt es vor, dass sie zuweilen nur an drei oder auch an mehr als vier Oberhautzellen angrenzen.

Die innerhalb der Oberhaut in den Stengelkanten gelegenen Zellen sind wie diejenigen der Epidermis farblos, wodurch diese Kanten schon von aussen sich von den Flächen unterscheiden. Dieses Gewebe ist zugleich collenchymatisch verdickt; auf dem Längsschnitt sind seine Zellen schmäler als die der Oberhaut und langgestreckt wie diese. Ihre Enden sind teilweise zugespitzt, deshalb erscheinen die Zellen auf dem Querschnitt sehr ungleich gross. In jungen Stadien, ehe die Verdickung erfolgt, stimmen sie mit denen des übrigen Rindenparenchyms überein. — An den Flächen des Stengels liegt unter der Epidermis das drei bis fünf Zellen tiefe assimilierende Gewebe, dessen chlorophyllreiche Zellen ursprünglich rundlich, dann etwas in Richtung des Radius abgeplattet sind und auf beiden Schnitten elliptische Formen aufweisen. Dazwischen bleiben Interzellularen, die nach innen zu immer kleiner werden. Im An-

schluss hieran und an die das grüne Gewebe unterbrechenden collenchymatischen Zellgruppen folgt mit Übergangsformen von den letzteren aus der farblose Teil der primären Rinde, ein lockeres Gewebe von grösseren, dünnwandigen Elementen, die nach innen zu an Länge zunehmen und schliesslich, in Längsreihen angeordnet, eng zusammen schliessen. Hier liegen auch die langen Faserzellen des ursprünglichen Sklerenchymringes, meist vereinzelt oder zu zwei und drei beisammen. Ihre Länge beträgt nach Müller 1—10 Millimeter. Auf dem Querschnitt sind sie ungefähr elliptisch, etwas platt gedrückt und eckig, dabei von verschiedener Grösse, aber stets gleich stark verdickt. Seitlich gesehen sind sie oben und unten lang zugespitzt; ihre Wandung hat ungefähr denselben Durchmesser wie das Lumen, und ist von sehr wenigen spaltenförmigen Poren durchbrochen.

Es folgt dann das kleinzellige und zartwandige Phloem, dessen primärer Teil von der Rinde nur undeutlich abgegrenzt und nur bei den jüngeren Zweigen noch gut erhalten ist. Die Phloemzellen sind vielfach durch radiale Wände noch nachträglich geteilt. Hier beginnen auch die zahlreichen Markstrahlen, deren Zellen noch wenig verdickt und auf dem Querschnitt etwas schmäler und länger sind als die mehr breiten Phloemzellen. In dem äusserst zarten Gewebe sind die Siebröhren schwer aufzufinden; sie sind an den schrägen Siebplatten etwas verbreitert. Auf den Querschnitten waren sie nicht zu ermitteln. Müller, der die anatomischen Verhältnisse, soweit sie zu seiner Zeit bekannt waren, ausführlich beschreibt, erwähnt sie nicht. Es mag hier als charakteristisch für die damaligen Anschauungen ein Satz angeführt werden, der das Cambium betrifft (S. 20): „Cette partie de la tige, où se développent les nouvelles cellules qui accroissent le diamètre, forme en dehors le tissu parenchymatique de l'écorce et les fibres corticales, et en dedans les rayons médullaires et les faisceaux fibro-vasculaires“.

Das Phloem geht allmählich in die Cambialzone über, deren zarte, lange Zellen äusserst flach sind. — Der anschliessende Holzkörper ist gleich deutlich differenziert. Doch ist auf dem Querschnitt sehr auffallend, dass die jüngsten Gefässe in vier bis sechs Reihen dünnwandigen, anscheinend parenchymatischen Gewebes liegen, während sie selbst schon ihre Verdickung ausgebildet haben. Auf dem Längsschnitte stellt sich die Sache viel einfacher dar.

Die Wände der betreffenden Zellen sind nämlich schon getüpfelt, so dass sie, obwohl nur sehr wenig verdickt, sich kaum von den älteren unterscheiden. In späteren Stadien ist diese Erscheinung nicht mehr so auffällig.

Die Hauptmasse des Holzes besteht aus Libriform, das hier ungemein stark entwickelt ist. Dazwischen finden sich Gefässe und Tracheiden; an der Grenze des Marks ist auch Holzparenchym vorhanden. Die Markstrahlen sind von Anfang an sehr zahlreich. Sie lassen stets nur drei bis fünf Zellreihen zwischen sich, das Holz bekommt dadurch seinen regelmässigen, strahligen Bau. Im jungen Stengel sind alle Markstrahlen einreihig; in den älteren dagegen sind sie zwei oder drei Zellreihen breit. Spätere Markstrahlen werden erst nach längerem Dickenwachstum angelegt und sind auch in älteren Stengeln wenig zahlreich. Sie unterscheiden sich dann von den ersteren dadurch, dass sie nur ein oder zwei Zellreihen breit sind. Während die Markstrahlzellen im jungen Stamm auf radialem Längsschnitt alle hoch und schmal und von gleicher Grösse sind, kommen in älteren Teilen neben den in der Längsrichtung gestreckten, auch liegende, radial gestreckte mit Übergängen durch quadratische vor, wobei dann die Zellreihen sehr verschieden gross sind. Die äusseren, in der Rinde liegenden Zellen sind dünnwandig und inhaltsreich, ohne deutliche Poren, diejenigen des Holzes dagegen haben stark verdickte Wandungen, die von sehr zahlreichen und weiten Poren durchbrochen sind. In ihnen finden sich nur geringe Plasmareste vor.

Die Gefässe liegen teilweise einzeln, teilweise in Gruppen beisammen, welche tangentiale Reihen bilden. Mit zunehmender Dicke des Holzes werden auch grössere Gefässe ausgebildet, die schliesslich den Durchmesser der grösseren Markzellen erreichen. Die Tracheen sind durch grosse, rundliche Hoftüpfel mit breiter horizontaler Mündungsstelle ausgezeichnet. Dazwischen tritt ein Verdickungsnetz der Zellwand hervor; doch ist keine bestimmte Anordnung der Tüpfel zu erkennen, es kommen teils Längs- und Querreihen, teils Spirallinien zustande. Der Querschnitt der Gefässe ist meist elliptisch; wo mehrere zusammenstossen, sind sie durch gegenseitigen Druck eckig. Die Durchbrechung ist, wie schon von Solereder hervorgehoben wurde, stets einfach, leiterförmige Perforierung fehlt. Die von der Querwand übrig bleibenden Ringe

sind manchmal so breit, dass sie auch auf dem Querschnitt auffallen. Sie verlaufen nach rechts oder links schräg aufwärts, einzelne stehen auch wagrecht. Die Tracheiden liegen stets in der Umgebung der Gefässe und sind im Querschnitt nur wenig von diesen verschieden; ihre Wandverdickung ist in jungen Stadien sehr weitmaschig, so dass sie oft spiraliger Verdickung ähnlich sieht. Sie sind weniger dickwandig und haben grössere Poren als die Tracheen. Die Gefässe und Tracheiden liegen in Libriform eingebettet und grenzen nur in seltenen Ausnahmefällen an Markstrahlzellen an, die betreffenden Gefässwände haben dann ebenfalls gehöfte Tüpfel. Die Libriformfasern sind lang und sehr dickwandig, beiderseits zugespitzt; sie haben wenige spaltenförmige Poren, die im späteren Holze an Breite zunehmen. Die schrägen Spalten stehen alle in einer Richtung. Die Libriformzellen sind im Querschnittbild rundlich oder unregelmässig zusammengedrückt; sie schliessen dicht an einander an.

Die wenigen primären Gefässe sind verschieden weit, oft mit doppelter Spirale verdickt; die ersten, innen liegenden sind die engsten und mit einfacher, weiter Spirale versehen. Ihre Umgebung besteht aus schwach verdickten Holzparenchymzellen, die schmäler, aber länger als die angrenzenden Markzellen sind. Die ursprünglichen Bündel ragen kaum in das Markgewebe herein, so dass dieses in einem gleichmässigen Ring angrenzt und die ursprünglichen Bündel später nicht deutlich hervortreten. Die Zellen des Markes liegen in Längsreihen und sind etwas gestreckt, dabei sehr dickwandig, nach der Mitte zu an Grösse zunehmend. Auf dem Querschnitt sind sie rund und lassen an den Ecken, wo mehrere zusammenstossen, kleine dreiseitige Interzellularen zwischen sich. Sie besitzen sehr viele, quer elliptische oder spaltenförmige weite Poren.

In den älteren Stengelteilen zerreisst das Markgewebe in der Mitte, und seine inneren Zellen schrumpfen ein. Ein beträchtlicher Teil des Markes bleibt jedoch erhalten, so dass nur ein lufterfüllter Kanal in der Mitte des Stammes entsteht. —

Während die bisher beschriebene Pflanze im Freien gesammelt war, zeigte ein kräftig entwickeltes Exemplar derselben Art aus dem botanischen Garten bei einem Stengeldurchmesser von etwa acht Millimeter an der Basis hiervon einige Abweichungen, besonders eine durchweg stärkere Verdickung der Zellwände.

Der ganze Stengel war reichlich mit kurzen, kegelförmigen Haaren besetzt, die hauptsächlich an den Stengelkanten in Längsreihen angeordnet waren. An den unteren Stengelteilen begann Korkbildung, indem zunächst der Inhalt der Zellschicht unter der Oberhaut rotbraune Färbung annahm, was schon bei oberflächlicher Betrachtung der Pflanze auffiel. Die inneren Teile der grünen Rinde wurden dabei mehr oder weniger zerdrückt und die Epidermis samt der darunter liegenden Schicht löste sich an einigen Stellen ab. Die collenchymatischen Zellgruppen waren nur mässig verdickt, dagegen waren die Rindenfasern stark entwickelt. Sie lagen in grösseren Gruppen von acht bis zwölf Zellen beisammen. Im Holzkörper, der den grössten Teil des Querschnittes einnahm, waren die Tüpfel der Tracheen statt mit einem Querspalt, mit rundem Eingang geöffnet: auch die Poren des Libriforms waren kürzer und breiter als bei dem erstbeschriebenen Exemplar. Das innere Holzparenchym war ebenso wie das Mark sehr dickwandig und mit grossen elliptischen Poren versehen. Die ein- bis zweireihigen Markstrahlen sowie die äusseren Teile des Marks enthielten noch Chlorophyll; dabei waren weite Zwischenräume zwischen den Zellreihen des Markes vorhanden, welches nur einen engen Hohlraum in der Mitte freiliess.

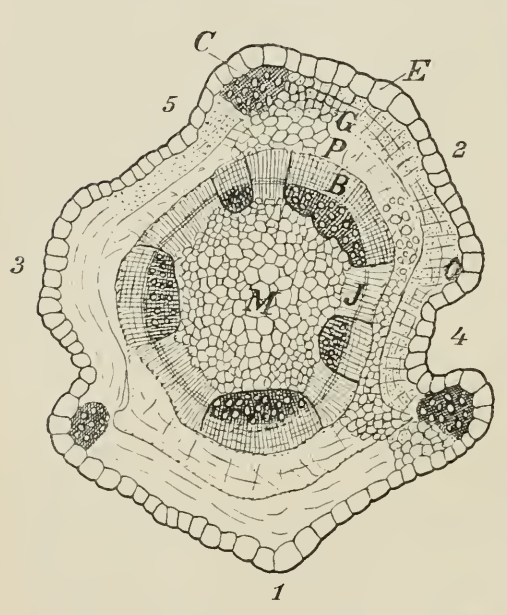


Abb. 5. Querschnitt durch den jungen Stengel von Reseda lutea. Vergr. 140.
E = Epidermis, C = Collenchym, G = grünes Gewebe, P = farbloses Rindenparenchym, B = Blattspurstränge, I = Interfascicularcambium, M = Mark.

Der junge Stengel gibt bei Beginn des früh eintretenden Dickenwachstums obenstehendes Querschnittbild (Abb. 5):

Der Umriss des Stengels ist sehr unregelmässig, was durch seine stärkere Entwicklung an den Stellen unterhalb der Blatt-

insertion bedingt ist. Die Epidermiszellen sind schon gross und stark verdickt; die Ausbildung der schwach eingesenkten Spaltöffnungen ist aber noch nicht vollendet; darunter beginnen die Zellen zur Anlage der Atemhöhle auseinanderzuweichen. Auf zwei bis drei Reihen grüner Zellen folgt dann das gleich breite farblose Rindenparenchym. Unter den Stengelkanten ist das Assimilationsgewebe durch sehr dickwandige und englumige Collenchymgruppen unterbrochen. Die Differenzierung der künftigen Sklerenchymzellen hat eben erst eingesetzt. Im Holzkörper fallen zunächst fünf Gefässbündel von sehr verschiedener Breite auf; es sind Blattspurstränge, aus deren Grösse und Anordnung sich die $^2/_5$-Blattstellung leicht ableiten lässt. Dazwischen schliesst das teilweise sehr breite Interfaszikularkambium den Holzring. An die Bündel grenzen nach innen zu collenchymatische Zellgruppen an. Die Mitte des Stengels ist von dünnwandigem Mark ausgefüllt.

Die Gewebeanordnung bei den andern von mir untersuchten Arten ist fast dieselbe, wie bei Reseda lutea; sie sollen deshalb im folgenden nur kurz beschrieben werden unter Hinweis auf etwaige charakteristische Unterschiede.

In den aufrechten, bis 80 cm hohen Stengeln von Reseda alba nimmt der innere Hohlraum etwa $^2/_3$ des ganzen Durchmessers ein; der Holzkörper bildet, wie die übrigen Gewebe, nur einen relativ schmalen Ring.

Die Epidermis ist beiderseits sehr stark verdickt und mit kräftig entwickelter Cuticula versehen. Einzelne Zellen der Oberhaut sind auch hier besonders gross, eigentliche Haare kommen aber nicht vor. Die Epidermiszellen sind kürzer als bei Reseda lutea und liegen nicht in so geraden Reihen; infolge dessen sind auch die Schliesszellen der Spaltöffnungen nicht immer längsgerichtet. In den Zellen der stark ausgebildeten Collenchymgruppen bleibt nur ein enges Lumen frei; in den jungen Stadien vor der Verdickung gleichen diese Zellen denen des übrigen Rindenparenchyms. Die zweite Zellreihe des assimilierenden Gewebes ist schwach radial gestreckt und palissadenähnlich angeordnet, während die nächste Reihe aus querliegenden Zellen besteht. Korkbildung tritt hier nicht auf. Der Ring der Rindenfasern ist wenig unterbrochen; an seiner Bildung sind zwei bis drei Schichten beteiligt. Die Faserzellen, von denen einzelne sehr weit sind, besitzen zahlreiche Poren.

Die Tüpfel der Holzgefässe münden mit breitem Querspalt; die Poren des Libriforms sind eng und rundlich. Das engzellige und verdickte Holzparenchym hat wie die Markstrahlen grünen Inhalt. Die letzteren sind einreihig und sehr zahlreich; sie verlaufen meist nicht so gradlinig wie bei Reseda lutea. Das Holzparenchym ist entsprechend der Zahl der Primärgefässe reichlich entwickelt. Die Zwischenräume im Mark, dessen dickwandige Zellen grosse, querelliptische Poren besitzen, sind hier sehr klein. Das Auseinanderweichen des Marks in der Mitte des Stengels erfolgt schon, während das Interfaszikularkambium den Holzring schliesst.

Die lose anliegende Oberhaut von Reseda odorata ist von einer dünnen Cuticula überzogen und besteht aus grossen, gleichmässigen Zellen. An den Stengelkanten sind vereinzelte weissglänzende Haare von etwa einem Millimeter Länge vorhanden. Hierauf bezieht sich offenbar die Abbildung 1 von Vesque, die auch in Solereders „Systematische Anatomie“ übergegangen ist. Was Vesque für vielzellige Emergenzen, an denen die Haare sitzen, hielt, sind die collenchymatisch verdickten Stengelkanten. In der Rinde finden sich neben den Faserzellen auch ebenso dickwandige Parenchymzellen mit zahlreichen, grossen Poren. Sie sind etwa doppelt so lang als breit und liegen in Längsreihen. Die Gefässe sind annähernd in radialen Reihen angeordnet. Die gehöften Tüpfel der zahlreichen Tracheiden sind mit grossem rundlichen Eingang versehen. Ebenso sind die Poren des stark verdickten Libriforms nie spaltenförmig, sondern kurz und breit. In den Markstrahlen sind schon in jungen Teilen niedere oder quadratische Zellen vorhanden; radialgestreckte Zellen treten erst später auf. Bemerkenswert ist bei älteren Stämmen das Vorkommen von kleinen Oktaedern von oxalsaurem Kalk in den grossen Markzellen. Das durch weite Zwischenräume zwischen den Reihen ausgezeichnete Mark erfüllt den ganzen Stengel bis zur Basis.

Reseda luteola besitzt eine besonders an der Aussenwand stark verdickte Epidermis mit deutlich gefalteter Cuticula. Die zahlreichen Stengelkanten springen nur wenig vor und sind durch einreihige, aber stark verdickte Collenchymgruppen verstärkt, die das grüne Gewebe der Rinde nicht unterbrechen. Dieses besteht aus einigen Lagen rundlicher Zellen. An der Bildung des Faserzellenringes sind zwei Zellreihen beteiligt, er ist stark entwickelt

und nur wenig unterbrochen. Das sekundäre Phloem bildet nur eine schmale Zone. Die Gefässe liegen deutlich in radialen Reihen, sind jedoch nicht sehr zahlreich, da zwischen vielen Markstrahlen nur Libriformfasern liegen. Die letzteren haben punktförmige Poren und meist sehr enges Lumen. Ihre Verdickung erfolgt ziemlich rasch und gleichmässig. Auch hier ist um die Primärgefässe herum Holzparenchym vorhanden, dessen Gruppen ein wenig in das Mark hereinragen. Die einreihigen Markstrahlen setzen sich aus meist hohen, aufrechten Zellen zusammen. Das ebenfalls dickwandige Mark ist von Interzellularen durchzogen; der Hohlraum in der Mitte der älteren Zweige nimmt etwa ein Drittel des Durchmessers ein.

Aus der Untergattung Glaucoreseda konnte Reseda complicata zur anatomischen Untersuchung herangezogen werden, ein niedriger, kahler Gebirgsstrauch mit aufsteigenden Ästen, etwa 2—3 dm hoch, mit wenigen Blüten und kleinen, schmallanzettlichen Blättern. Der Stengelquerschnitt stimmt im wesentlichen mit den hier beschriebenen der anderen Arten überein; er zeigt grosse Ähnlichkeit mit dem von Volkens abgebildeten (Tafel III, Abb. 2), von Ochradenus baccatus.

Der nur 2—4 mm Durchmesser erreichende Stengel ist rund und ohne vorspringende Kanten; seine lose anliegende Oberhaut besteht aus dickwandigen, langen Zellen. Darunter liegt ein dreischichtiges Palissadenparenchym; die collenchymatischen Gruppen sind nur zweireihig und bestehen aus kleinen, starkverdickten Zellen. Die Fasern der Rinde haben ebenso wie das Libriform, das auch hier die Hauptmasse des Holzes bildet, nur geringen Durchmesser, aber sehr dicke Wandungen. Zahlreiche einreihige Markstrahlen, aus längsgestreckten Zellen bestehend, durchziehen den Holzring, in dem nur wenige, unregelmässig verteilte Gefässe liegen. Holzparenchym und Mark haben dicke, von vielen grossen Poren durchbrochene Wände. Die Gruppen des ersteren springen auch hier ins Mark vor, welches in der Mitte der älteren Stengel eben auseinanderweicht.

Zusammenfassung.

Die Vergleichung der hier untersuchten Arten ergibt für den anatomischen Bau des Stammes der Resedaceen folgende Charakteristik:

Wir finden stets eine verdickte Epidermis und Cuticularleisten; an den Spaltöffnungen sind kleine Hörnchen ausgebildet. Unter den Stengelkanten liegt collenchymatisches Gewebe; im farblosen Rindenparenchym befindet sich ein Sklerenchymring, der später in kleine Gruppen auseinanderweicht. Für den Holzkörper ist am meisten bezeichnend der regelmässige strahlige Bau, der durch die vielen geradlinigen Markstrahlen bedingt wird. Zum grössten Teile setzt sich das Holz aus Libriformfasern zusammen, deren Verdickung langsamer als die der Gefässe erfolgt, was namentlich auf dem Querschnitt ein auffallendes Bild gibt. Die primären Gefässe umgibt ein dickwandiges Holzparenchym; die primären Xylemgruppen ragen nur wenig in das Mark herein. Das Mark und die Markstrahlen, soweit letztere im Holz verlaufen, sind ebenfalls stark verdickt und von zahlreichen grossen Poren durchsetzt.

Nach Solereder (System. Anatomie S. 88) sind noch wesentliche Merkmale „die ausschliesslich einfache Gefässdurchbrechung“ und die einfache Tüpfelung der prosemchymatischen Grundmasse des Holzes; ausserdem der Mangel an Kristallen, den auch Vesque (S. 311) erwähnt. In letzterer Beziehung macht, wie oben erwähnt, Reseda odorata eine Ausnahme. In der Abhandlung von Herbst über „die Markstrahlen“ ist gesagt (S. 394): „Alle untersuchten Vertreter dieser Gattung haben ein- bis dreireihige primäre, und daneben selten einreihige sekundäre Markstrahlen“. Hier liegt offenbar eine Verwechslung mit den zahlreichen, sehr früh angelegten sekundären Markstrahlen vor, denen nur wenige, viel später beginnende gegenüberstehen. Ferner heisst es dort: „Die Markstrahlen von Reseda alba haben schwach verdickte Zellwände, während die von Reseda crystallina und lutea unverdickte Wandungen haben“. Demgegenüber habe ich stets die Markstrahlen im Phloemteil dünnwandig, im Xylem dagegen dem übrigen Gewebe entsprechend verdickt gefunden.

Die Stammanatomie zeigt demnach trotz des in Einzelheiten abweichenden Habitus der Arten sehr weitgehende Übereinstimmung, die eine scharfe Unterscheidung der letzteren nicht ermöglicht. Es sind fast nur graduelle Verschiedenheiten vorhanden, die in Beziehung zu Klima und Standort stehen und somit auch innerhalb derselben Art auftreten, wie aus dem beschriebenen Beispiel von Reseda lutea ersichtlich ist. Diese Unterschiede beziehen sich

hauptsächlich auf die Behaarung und Verdickung der Epidermis, auf die Ausbildung der Stengelkanten, des Sklerenchymrings und des Hohlraumes im Mark.

II. Blattanatomie.

In der Monographie von Müller ist nur die Entwicklung und Morphologie des Blattes ausführlich beschrieben; eine eingehende Darstellung der anatomischen Verhältnisse ist bisher nicht versucht worden. Einige Angaben hierzu finden sich in den schon erwähnten Arbeiten von Vesque „De l'anatomie des Tissus" (S. 311 ff.), wo anatomische Merkmale der Resedaceen im Vergleich zu den nahestehenden Familien ausgeführt sind; ebenso in der „Flora der ägyptisch-arabischen Wüste" von Volkens (S. 98—101), welcher einige hierher gehörende Arten der Wüstenflora auf besondere Anpassungen untersucht hat.

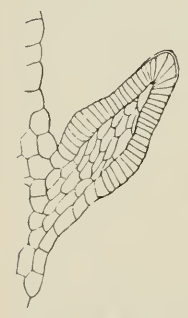
Im Folgenden soll nun die Blattanatomie von Reseda lutea beschrieben und dann auf etwaige Abweichungen bei einigen anderen Arten hingewiesen werden. Zur Untersuchung wurde nur frisches Material verwendet.

Die sitzenden Blätter von Reseda lutea sind bis 10 cm lang und einfach gefiedert, die unteren meist nur dreiteilig. Die Mittelrippe erhebt sich sowohl an der Basis als auch in den Blattlappen zu beiden Seiten über die Oberfläche. Durch teilweise Abhebung der Epidermis erscheint sie weisslich. Der ganze Blattrand ist sehr fein gezähnt durch Erhebung einzelner Epidermiszellen. An der Blattbasis sitzt seitlich je ein Basalzahn.

Die Zellen der Blattepidermis haben stark gewellte, oft tief ineinandergreifende Seitenwände und stark verdickte Aussenwände; an den den Nerven entsprechenden Stellen der Ober- und Unterseite sind sie in der Längsrichtung gestreckt, wodurch auch in der Oberhaut der Verlauf der Gefässbündel sich ausprägt. Am Blattrand sind die Epidermiszellen meist zu blasigen Papillen oder breit kegelförmigen, am Ende gewölbten einzelligen Haaren vergrössert. An den jungen, noch wachsenden Blättern ist nur die Spitze mit Papillen versehen. Die Cuticula hat wie am Stengel deutliche Leisten; sie sind am stärksten ausgebildet bei den grösseren Zellen der Mittelrippe und bei den Papillen. An den gestreckten Zellen

verlaufen die Leisten in der Längsrichtung; bei den übrigen unregelmässig. Ebenso stimmt die Richtung der beiderseits zahlreichen Spaltöffnungen mit der der benachbarten Zellen überein. Die kleinen, mit Hörnchen versehenen Schliesszellen liegen in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen. Nebenzellen sind nicht vorhanden, die Entstehung der Spaltöffnungen beginnt mit der Anlage einer U-förmigen Wand an einer Ausbuchtung einer Epidermiszelle und nachträglicher Spaltung der so gebildeten Zelle. Zwischen den langgestreckten Zellen gibt es nur wenige Spaltöffnungen, die hier, wie beim Stengel, durch einfache Querwände und folgende Längsteilung entstehen. Die Zahl und Grösse der Spaltöffnungen ist in Müllers Monographie (S. 28 ff.) eingehend beschrieben.

Auf die Epidermis folgt an der Oberseite ein zweischichtiges Palissadenparenchym, dessen Zellen doppelt so hoch als breit sind und fast lückenlos aneinanderschliessen. Das Gewebe der Blattunterseite besteht aus drei Reihen rundlicher Zellen, mit nur kleinen, nach der Mitte zu sehr engen Lufträumen. In der Mitte des sechsschichtigen Mesophylls liegen eine Reihe länglicher chlorophyllhaltiger Zellen oder die Gefässbündel, die von farblosen, langen dichtanschliessenden und stets unverdickten Zellen umgeben sind. Am Rande und an der Spitze des Blattes wird das Gewebe dichter und isolateral, indem es hier in fünf gleichmässige Reihen von Palissadenzellen übergeht.


Abb. 6. Basalzähne von Reseda lutea. Vergr. 70.

An der Mittelrippe des Blattes besitzt die Oberhaut nach der Basis zu besonders grosse Zellen und Haare; sie ist ausserdem teilweise durch ein einschichtiges collenchymatisches Hypoderma verstärkt. Das assimilierende Gewebe bilden je drei Reihen rundlicher Zellen, die zu beiden Seiten in der schmalen Blattfläche zusammentreffen. Das Gefässbündel, auf dem Querschnitt als ein breiter, oben offener Bogen erscheinend, ist von einer Reihe kleiner, dünnwandiger Zellen umgeben, an welche ein grosszelliges Parenchym anschliesst, das nicht in die Blattfläche eintritt. Diese ist noch von kleinen Bündelsträngen durchzogen und enthält hier ebenfalls keine Palissadenzellen.

Die etwa 1—2 mm langen Basalzähne (Abb. 6) sind unten birn-

förmig verbreitert und nach oben etwas zugespitzt. Ihre Epidermis besteht aus sehr zahlreichen, zarten, radialgestellten und chlorophyllführenden Zellen von prismatischer Form, in der Mitte verlaufen einige dünne, farblose langgestreckte Zellen. Die Basalzähne besitzen keine Spaltöffnungen. Ihre Cuticula ist an der Spitze abgehoben und lässt bei Verletzungen eine schleimige Flüssigkeit austreten.

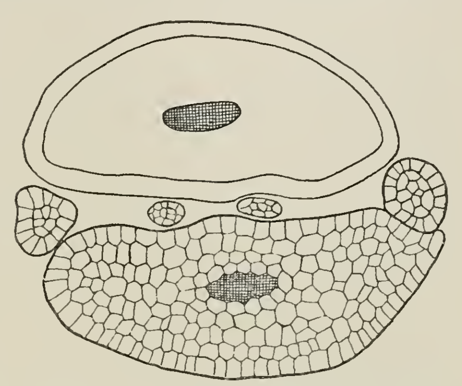


Abb. 7. Querschnitt durch die Keimpflanze von Reseda lutea in Höhe der Basalzähne. Vergr. 90.

Die Basalzähne entstehen am Vegetationsscheitel an den Blatthöckern und erreichen sehr rasch ihre definitive Grösse, während das junge Blatt in ihrer Mitte sie noch wenig an Länge übertrifft. Am Keimling sind nur zwei Basalzähne, mit den Kotyledonen alternierend vorhanden. (Abb. 7.) Die Entwicklungsgeschichte dieser Basalzähne ergibt, dass jeder derselben aus zwei benachbarten Höckern hervorgeht, die in einem späten Stadium der Ausbildung des Embryo angelegt werden (Abb. 8). Kurz vor der völligen Reife des Samens verwachsen dieselben mit einander zu einem einheitlichen Gebilde, das sich von den aus einfachem Höcker entstandenen Basalzähnen nicht mehr unterscheidet. An dem mit den Kotyledonen alternierenden ersten Blattpaar verwachsen die Basalzähne nicht; es sind hier zu beiden Seiten zwei dicht beisammenstehende vorhanden.

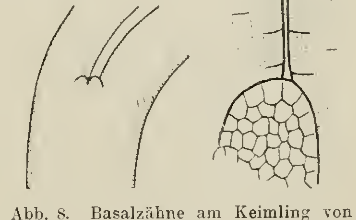


Abb. 8. Basalzähne am Keimling von Reseda alba; a) vor der Verwachsung (Vergr. 75), b) nach der Verwachsung (Vergr. 150).

Reseda odorata hat ungeteilte und länglich eiförmige oder ausnahmsweise dreiteilige sitzende Blätter, die ganzrandig und von dunkelgrüner Farbe sind. Die mit kleinen Hörnchen versehenen Schliesszellen der Spaltöffnungen erheben sich ein wenig über die benachbarten Oberhautzellen. Am Blattrand sind die Zellen der

Epidermis gross und stark verdickt, dabei häufig vorn spitz vorgewölbt. Auch in der Blattfläche liegen einzelne besonders grosse kugelige Oberhautzellen. Das Mesophyll ist auf beiden Seiten fast gleich gebaut, da auch seine Unterseite nur wenige Lufträume hat und mindestens in der äusseren Reihe aus Palissadenzellen besteht. Das grüne Gewebe ist in der Mitte des Blattes sechsschichtig; nach dem Rande zu wird es fünfschichtig und völlig isolateral, indem seine Zellen hier in gleichförmige radialgestellte Palissaden übergehen. Nach seiner Basis zu ist das Blatt in die stark entwickelte Mittelrippe verschmälert. Dort ist die lose ansitzende Oberhaut besonders grosszellig und mit einzelnen Papillen und längeren Haaren besetzt. Auch Buchenau in „Beiträge zur Morphologie von Reseda" (S. 379) führt an, dass bei Reseda odorata die Epidermis häufig am Pistill, auch am Kelch und den Deckblättern losreisst und bemerkt dabei: „dies scheint überhaupt bei Reseda odorata häufig zu sein". Unterseits folgt auf die Epidermis erst eine Reihe schwach collenchymatisch verdickter, enger und langgestreckter Zellen, während oben und unten zwei Reihen länglicher dicht aneinanderschliessender Zellen das grüne Gewebe bilden. Auf dieses folgt ein loses, grosszelliges Parenchym, in dessen Mitte das breite und bogenförmige Gefässbündel liegt.

Die Basalzähne sind etwas länger und schlanker als bei Reseda lutea.

Die Blätter von Reseda alba sind unpaarig fiederspaltig mit feingezähntem Rand. Die Blattfläche ist in der Mitte nicht breiter als an den einzelnen Seitenlappen.

Die Spaltöffnungen liegen in gleicher Höhe mit der stark verdickten Oberhaut, deren Zellen am Blattrand vielfach zu Papillen vergrössert sind, wovon dessen feine Zähnelung herrührt. Das sechsschichtige Mesophyll ist deutlich dorsiventral mit zwei Reihen langer Palissadenzellen an der Oberseite, während unten höchstens eine Reihe aus Palissadenzellen besteht und das Gewebe von vielen Lufträumen durchsetzt ist.

An der grosszelligen Oberhaut der breiten und starken Hauptrippe fällt die Verdickung der Aussen- und Innenwand auf. Die Unterseite dieses Teiles trägt eine mittlere und zwei seitliche vorspringende Leisten, die wie am Stengel mit collenchymatischem Gewebe erfüllt sind, welches die grünen Schichten unterbricht. Die

beiden Enden des breiten Bündels sind hakenförmig nach oben umgebogen, daneben verläuft noch je ein kleines seitliches Bündel isoliert in dem losen Parenchym.

Die schlanken, kegelförmigen Basalzähne sind doppelt so lang als bei Reseda lutea.

Die lanzettlichen Blätter von Reseda luteola erreichen eine Länge von etwa 8 cm, sie endigen mit breiter Spitze, sind ganzrandig und kahl. Die Nervatur erhebt sich nur auf der Unterseite über die Blattfläche. Die Oberhaut ist schwach verdickt; von den stärkeren Zellen des Blattrandes sind einzelne zu Papillen vergrössert. Das deutlich dorsiventrale Mesophyll enthält oben zwei Palissadenreihen, darauf folgen in der Mitte zwei Schichten schwach längsgestreckter Zellen und unterseits ein ebenfalls zweischichtiges Schwammparenchym mit grossen Lufträumen.

Über der Mittelrippe der ungestielten Blätter ist die grosszellige Epidermis teilweise abgelöst. Auf sie folgen oberseits zwei Reihen von Palissadenzellen und unten eine Schichte runder grüner Zellen. In dem grosszelligen farblosen Parenchym liegt nach oben zu das schmale, im Querschnitt eiförmige Gefässbündel, das von einer Lage schwach collenchymatisch verdickter Zellen umschlossen ist.

Die Basalzähne sitzen hier einige Millimeter oberhalb der Blattbasis; sie sind so gross wie bei Reseda alba und bestehen aus sehr vielen, kleinen Zellen.

Reseda complicata. Die schmal lanzettlichen, meist etwa 2 cm langen, kahlen und ganzrandigen Blätter laufen in eine braunrote Spitze aus. Sie sind an ihrer Basis nicht verschmälert.

Die Epidermiszellen sind hier fast durchweg längsgestreckt und von welliger Begrenzung. Ihre Aussenwand ist stark verdickt. Die Spaltöffnungen liegen meist in der Längsrichtung des Blattes oder weichen nur wenig davon ab. Am Blattrande sind die Oberhautzellen auf dem Querschnitt kaum grösser als auf der Fläche.

Das an der Mittelrippe nicht verdickte Blatt ist isolateral gebaut; es sind jederseits drei Reihen von Palissadenzellen vorhanden. In der Mitte finden sich ausser den Bündeln kugelige farblose Zellen und grosse Lufträume. An der Mittelrippe liegen nur je zwei Palissadenreihen; das Gefässbündel ist von ein bis zwei Reihen farbloser Zellen umschlossen.

Bei der vorliegenden Art sind je zwei Paare von Basalzähnen in geringem Abstand von einander ausgebildet. Sie entstehen erst später als bei den anderen Arten, wenn das Blatt schon 4—5 mm Länge erreicht hat. Sie sind nur zu Anfang nach vorn gerichtet und stehen nachher rechtwinklig vom Blattrande ab. Ihre Länge stimmt mit derjenigen bei Reseda lutea überein, doch sitzen sie mit breiter Basis dem Blatt an. Auch ihr Bau ist ein anderer. Die Oberhaut besteht nämlich aus normalen, länglichen Zellen, darunter liegt ein farbloses Gewebe von rundlichen, losen Zellen mit Hohlräumen.

Zusammenfassung.

Die mannigfaltigen Blattformen der Reseda-Arten haben das Gemeinsame, dass sie stets ungestielt und mit Basalzähnen versehen sind. Eine besondere mechanische Verstärkung findet sich nur in den Collenchymgruppen bei Reseda alba; doch ist bei allen Arten die Oberhaut mehr oder weniger stark verdickt und ist die Cuticula mit Leisten versehen. Dies ist auch bei den von Volkens (S. 98 ff.) beschriebenen Arten der Fall. An den Spaltöffnungen, die durch einfache Entstehung ohne Nebenzellen charakterisiert sind,. wie schon Vesque (S. 311) hervorhebt, sind kleine Hörnchen ausgebildet; stets sind beide Blattflächen mit Spaltöffnungen reichlich versehen. Das Mesophyll zeigt vielfache Annäherung an isolateralen Bau, der bei Reseda complicata deutlich ausgeprägt ist. Kristalle wurden im Blatt nicht beobachtet: auch fehlen Armpalissaden und besonders geformte Sammelzellen. Zu bemerken ist hier noch, dass von M. Moore in seiner Arbeit „On epidermal chlorophyll" (S. 359) für Reseda odorata das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis beider Blattseiten angegeben wird, was ich bei meinen Untersuchungen nicht bestätigt fand.

Die Nervatur der Blätter bietet nichts Bemerkenswertes.

Mit den Laubblättern stimmen die Kotyledonen im anatomischen Bau überein. Sie erhalten sich längere Zeit an der Keimpflanze. Ihre nur unwesentliche Verschiedenheit in Form und Grösse ist für Reseda alba, luteola und odorata von Sir John Lubbock in seinem Werke „On Seedlings" (S. 184) kurz beschrieben. Im Samen fand ich schon ein zweischichtiges Palissaden-

parenchym an der Innenseite der Keimblätter angelegt, die Spaltöffnungen und Lufträume werden während der Keimung ausgebildet.

Die schon mehrfach erwähnten Basalzähne, die auch an den Keimpflanzen sich finden, haben von Müller ihren Namen „Denticuli basilares" erhalten (Monographie S. 24). Er betrachtet sie als erste Seitenlappen der Blätter, wonach er der ganzen Familie geteilte Blätter zusprach. Allerdings kommt auch noch bei anderen Arten ausser Reseda complicata eine Vermehrung der Basalzähne vor. In der übrigen Literatur werden sie entweder als „basiläre Drüschen" (Wydler, l. c. Flora 1859, S. 294) oder als Nebenblätter bezeichnet (Buchenau, Bot. Zeitung 1853, S. 361 und Göbel, Bot. Zeitung 1882, S. 389). Durch die Abhebung der Cuticula sind sie als Drüsenorgane charakterisiert, auch entspricht ihr Bau genau demjenigen der im Strasburgerschen Lehrbuche S. 88 abgebildeten Drüsenzotte von Viola tricolor. Eine wesentliche Funktion dieser Organe scheint mir auch der Schutz des Vegetationsscheitels zu sein, da sie mit den jungen Blattanlagen über demselben zusammenschliessen. Bei Reseda complicata sind sie allerdings in diesen frühen Stadien der Blätter noch nicht angelegt. Die Auffassung der Basalzähne als Nebenblätter ist immerhin noch die nächstliegende, wenn sie auch nur sehr wenig ausgebildet sind. Sie wird auch durch die Entwicklungsgeschichte dieser Organe unterstützt, da dieselben sowohl am Vegetationspunkt an den Blattanlagen, als auch an den beiden Kotyledonen aus kleinen Lappen entstehen, die sich von jungen Blatthöckern nicht unterscheiden und erst später ihren charakteristischen Bau erhalten. Nach der neuerdings von Glück („Die Stipulargebilde der Monokotyledonen" S. 2) durchgeführten Einteilung gehören sie zur ersten Gruppe der „Stipulae laterales". Eine von Colomb („Recherches sur les stipules" S. 5) aufgestellte Charakterisierung der Nebenblätter: „de nommer stipule tout appendice inséré sur la tige ou à la base de la feuille et dont le système vasculaire est exclusivement formé de dérivations empruntées aux faisceaux foliaires" trifft hier jedoch nicht zu, da im Innern dieser Gebilde nur einige wenige längliche, nicht weiter differenzierte Zellen liegen. Für das Vorkommen von Nebenblättern am Keimling und ihre Verwachsung finden sich auch sonst Beispiele, z. B. erwähnt sie Göbel (II, S. 563) bei Artocarpus integrifolia.

Die Untersuchung der Blätter ergibt, wie diejenige des Stammes, eine weitgehende Übereinstimmung der Arten und nur unwesentliche Verschiedenheiten, die zum Auseinanderhalten einer grösseren Zahl von Arten wohl nicht geeignet wären. Immerhin erhellt daraus, dass nicht, wie bisher oft geschehen, die anatomische Beschreibung einer einzelnen Art auf die ganze Familie angewendet werden darf.

III. Wurzelanatomie.

Im Anschluss an die Anatomie des Stammes wurde auch der Bau der älteren Wurzeln untersucht. Um Wiederholungen zu vermeiden, unterbleibt hier die Beschreibung von Einzelheiten, soweit sie den Verhältnissen des Stammes genau entsprechen.

Die Wurzelanatomie der Resedaceen ist bisher noch nicht behandelt worden; weder in der Monographie Müllers, noch in den schon erwähnten Arbeiten von Solereder, Vesque und Volkens sind hierüber Angaben enthalten.

Das Dickenwachstum der Wurzel beginnt ebenso wie im Stamme sehr frühzeitig. Dabei nimmt das Xylem des zentralen Gefässbündels bald zylindrische Form an und lässt den ursprünglich diarchen Bau nicht mehr erkennen. Die Epidermis und die primäre Rinde, welch' letztere nach ihrer Entstehung sich nur wenig vergrössert hat, werden durch das Dickenwachstum des Gefässbündels bis zur Endodermis gesprengt. Späterhin treten dann im sekundären Phloem Phellodermlagen auf.

In den ersten Lagen des sekundären Phloems wird bei Reseda lutea, deren Wurzel im folgenden beschrieben wird, ein Bastfaserring angelegt, dem aber später weitere nicht folgen. Die betreffenden Zellen sind von normalem Umfang, etwa zwei- bis dreimal so lang als breit und oft fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt. Sie sind dabei deutlich geschichtet und mit zahlreichen einfachen und unverzweigten Poren versehen.

Der Holzkörper ist von vielen gradlinigen, meist einreihigen Markstrahlen durchzogen, die aus dickwandigen porösen Zellen von quadratischer oder in radialer Richtung gestreckter Form bestehen. Auch hier macht das Libriform die Hauptmasse des Holzes aus, doch sind die meist sehr weiten und kurzgliedrigen Gefässe zahl-

reicher als im Stamm. Sie liegen nach aussen zu in tangentialen Gruppen. Das Holzparenchym ist reichlich vorhanden: es ist teilweise dickwandig und porös, daneben finden sich Gruppen kleinerer und dünnwandiger Zellen. Vielfach sind die Gefässe von solchen parenchymatischen Elementen umgeben, ausserdem treten eine oder mehrere konzentrische Zonen von schwachverdicktem Parenchym auf, in denen die normal entwickelten Gefässe etwas weniger weitlumig sind. In den jüngeren Teilen der Wurzel wird fast ausschliesslich dickwandiges Libriform erzeugt, dessen Verdickung erst allmählich nach der Ausbildung der Gefässe erfolgt.

Die Wurzel von Reseda alba ist sehr regelmässig strahlig gebaut. Im Phloem bilden die schmalen und langen Bastfaserzellen einen wenig unterbrochenen Ring. Im Querschnitt erscheinen sie zu einzelnen Gruppen, im Längsschnitt zu fortlaufenden Reihen verbunden. Das Holz setzt sich vorwiegend aus mässig verdicktem Libriform zusammen, daneben sind viele schmale Tracheiden und in mässiger Anzahl zerstreute Gefässe von geringerem Durchmesser und mit längeren Einzelgliedern als bei Reseda lutea vorhanden. Parenchymatische Gruppen im Holze fehlen hier. Die im äusseren Teile meist zweireihigen Markstrahlen zeigen im Längsschnitt radialgestreckte, quadratische oder parallel der Axe verlängerte Zellen.

Bei Reseda odorata bleibt die primäre Wurzelrinde mit der Epidermis verhältnismässig lang erhalten. Die weiten Bastfaserzellen im äusseren Teile des sekundären Phloems treten nur vereinzelt auf. Die Verdickung des Libriforms in der Cambialzone geht sehr langsam vor sich. In ihrer Zusammensetzung aus kurzen Einzelgliedern stimmen die zahlreichen, sehr weiten Gefässe mit denjenigen von Reseda lutea überein. Das dünnwandige und kleinzellige Parenchym ist nur spärlich in Gruppen ausgebildet. Die grosszelligen Markstrahlen, die ebenso wie das Libriform nur mässig verdickt sind, verlaufen vielfach von Anfang an zweireihig; ihre Zellformen sind wie bei den anderen Arten sehr verschieden.

Die Wurzel von Reseda luteola zeigt einige Unterschiede von den bisher besprochenen. So fehlen in dem reichlich entwickelten sekundären Phloem die sklerenchymatischen Elemente. Im Holzkörper bleibt die prosenchymatische Hauptmasse des Gewebes lange inhaltsreich und unverdickt, während die Tracheiden und die sehr zahlreichen, aber ausserordentlich engen Gefässe

normal verdickt sind. Die grossen Zellen der einreihigen und dünnwandigen Markstrahlen sind meist in radialer Richtung verlängert.

Reseda complicata schliesst sich auch im Bau der Wurzel einigermassen an Reseda luteola an. Auch hier tritt zuerst eine starke Phloementwicklung auf. Die wenigen Bastfaserzellen sind klein und sehr stark verdickt. Der Holzkörper ist durch die sehr geringe Entwicklung des Libriforms charakterisiert, das erst nach längerem Dickenwachstum in isolierten Gruppen stark verdickter Zellen ausgebildet wird, die auf dem Längsschnitt zusammenhängend verlaufen. Die letzteren sind wenig zahlreich und sehr eng; sie sind im Querschnitt grossenteils in radialen Reihen angeordnet. Die Hauptmasse des Holzes besteht aus unverdicktem engen Parenchym, worin die Markstrahlen auf dem Querschnitt wenig auffallen. Ihre Zellform wechselt wie bei den übrigen Arten.

Zusammenfassung.

Die Gewebeverteilung in der Wurzel ist jē nach den Wachstumsbedingungen einigermassen verschieden, indem einesteils holzige Wurzeln mit fast durchweg starker Zellwandverdickung, engeren Gefässen und wenig parenchymatischem Gewebe vorkommen, während andererseits mehr fleischige Wurzeln weite Gefässe und reichliches Parenchym entwickeln. Auch tritt oft die Verholzung des Libriforms erst spät ein.

Der Bau des Holzes stimmt im wesentlichen mit dem im Stamme angetroffenen überein, indem die strahlige, durch die zahlreichen geradlinigen Markstrahlen bedingte Anordnung und die charakteristische Libriformentwicklung auch hier vorliegt. Das Phloem enthält stets zahlreiche kleine Stärkekörner. Die weitgehende Ähnlichkeit der einzelnen Arten entspricht der sonstigen Einheitlichkeit der ganzen Familie.

IV. a) Spitzenwachstum der Wurzel.

Über die Histogene der Wurzelspitze und über den anatomischen Bau der jungen Wurzeln der Resedaceen sind in der vorhandenen Literatur keine Angaben enthalten, mit Ausnahme einer später zu erwähnenden Notiz über die Anlage der Nebenwurzeln.

Zum Vergleiche mit meinen Beobachtungen benützte ich die kannten Arbeiten von Janczewski „Recherches sur l'acroissement terminal des racines dans les Phanerogames", „Recherches sur le développement des radicelles dans les Phanerogames", Holle: „Über den Vegetationspunkt der Angiospermen-Wurzeln, insbesondere die Haubenbildung" und Eriksson: „Über das Urmeristem der Dikotylenwurzeln" und die im Jahre 1882 erschienene Abhandlung Schwendeners: „Über das Scheitelwachstum der Phanerogamenwurzeln", die eine kritische Übersicht über die damals bekannten Tatsachen, sowie eigene Untersuchungen des Verfassers enthält. Von späteren Arbeiten sind noch zu erwähnen diejenigen von A. Lemaire: „Recherches sur l'origine et le développement des racines laterales chez les dicotyledones" und von Van Tieghem und Douliot: „Sur les plantes qui forment leurs radicelles sans poches".

Zur Untersuchung verwendete ich junge Keimpflanzen, die grossenteils aus selbst gesammelten Samen gezogen waren. Der geringe Durchmesser der Objekte ermöglichte es, sie nach dem üblichen Verfahren mit Eau de Javelle und Kalilauge direkt ohne Anfertigung von Schnitten aufzuhellen. Späterhin versuchte ich auch, die jungen Keimpflanzen erst mit Xylol zur Entfernung des fetten Öles zu behandeln und dann mit Kalilauge die besonders in den Wurzelspitzen angehäufte Stärke zu verquellen. Auf diese Weise wurden sehr durchsichtige Präparate hergestellt; sie wurden in Glycerin aufbewahrt. Stärkere Färbung erwies sich als unzweckmässig, da die Gewebe dadurch undurchsichtig wurden; besser bewährte sich eine sehr verdünnte wässrige Lösung von Kernschwarz. Dagegen liessen sich die mit dem Mikrotom gemachten Querschnitte vorteilhaft durch Gerbsäurelösung und darauf folgende Eisenchloridlösung schwarz färben.

Die Wurzel der Resedaceen wächst mit drei Gruppen von Initialzellen; erstens: Eine gemeinsame Dermatogenschicht für Epidermis und Wurzelhaube; zweitens: Eine einschichtige Periblemlage; drittens: Das Plerom mit wenigen parallelen Initialen. Die Anordnung der Histogene entspricht also dem Cruciferentypus Janczewskis. (Die Orientierung entspricht im Folgenden immer der natürlichen Wachstumsrichtung. Die Wurzelspitze ist also unten gedacht.)

Bei Reseda lutea (Abb. 9) zeigt das Plerom bei genauer medianer Einstellung vier ungefähr gleichgerichtete Anfangszellen von gleicher Grösse, die etwas keilförmig nach unten verschmälert sind. Aus den beiden inneren Zellen entsteht nach oben durch mehrfache Längsteilung der vielzellige Zentralzylinder, in dem bald auch die ersten Spiraltracheen auftreten. Die beiden äusseren Zellen des Pleroms erfahren weiterhin keine Längsteilung, ihre Vermehrung erfolgt nur durch antikline Wände. Dadurch nehmen sie nicht an der Bildung des inneren Leitgewebes teil, sondern sie sind nur die Grenzschicht des Zentralzylinders, die auch im Querschnitt deutlich erkennbar ist. Wir haben also hier ein Pericambium, das sich auf gesonderte Anfangszellen zurückführen lässt. Auf das Plerom folgt die am Scheitel in der Mitte der Längsansicht aus einer bis drei Zellen bestehende Periblemlage. Sie umschliesst in spitzem Bogen den schmalen Pleromkörper, der trotz der Teilungen im Innern zunächst an Breite wenig zunimmt. Das Periblem wird durch Teilung dann zweischichtig und biegt nach oben um; von hier an sind die Zellen in der Längsrichtung gestreckt. Bald darauf spaltet sich die innere der beiden Zellen nochmals, während die äussere ungeteilt bleibt. Dadurch werden dann die inneren Periblemlagen je halb so breit wie die äussere, ein Unterschied, der lange erhalten bleibt und im Verlaufe der jungen Wurzel die Zellschichten leicht kenntlich macht.

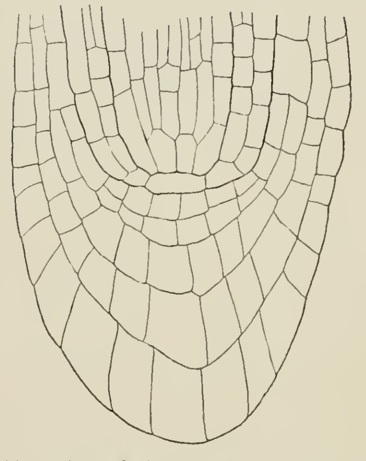


Abb. 9. Wurzelspitze von Reseda lutea
Vergr. 250.

An das Periblem grenzt nach unten das Dermatogen und die Wurzelhaube, ebenfalls scharf davon geschieden. In der Regel sind fünf Zellschichten der Haube vorhanden. Die innerste, dem Periblem anliegende Reihe, von der ihre Entstehung ausgeht, ist zugleich der Ursprung der Epidermis, deren Zellen im seitlichen Verlauf breiter und dickwandiger werden und schliesslich als äusserste Lage erhalten bleiben, während die darüber liegende Wurzelhaube

reihenweise sich ablöst. Die mittlere Partie dieses Gewebes ist bis zur Spitze in regelmässigen radialen und tangentialen Reihen angeordnet, weil diese Zellen alle gleichzeitig durch Querteilung abgeschieden werden und sich gleichmässig vergrössern. Sie erreichen hier nach der Spitze zu eine beträchtliche Grösse und erfahren nur ausnahmsweise nachträgliche Teilungen. Sie sind viereckig und in den äusseren Reihen etwas in die Länge gestreckt. Nach der Seite hin nimmt die Zahl der Schichten allmählich ab, weil die tangentiale Teilung sich nur auf die innersten Zellen, etwa sechs, beschränkt. Die antikline Teilung der innersten Reihe setzt sich fort; diese bleibt als Epidermis erhalten. An den beiden Seiten werden die Zellen der Wurzelhaube immer flacher und liegen infolge des ungleichen Wachstums nur noch in tangentialen Reihen. Der Inhalt aller dieser Zellen ist sehr gering und wird durch das Wachstum verbraucht.

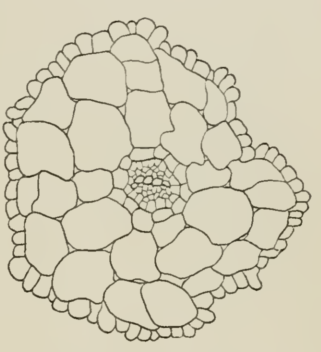


Abb. 10. Querschnitt durch die junge Wurzel von Reseda lutea. Vergr. 120.

Die anschliessende Querscheibe zwischen den letzten Zellen der Wurzelhaube ist durch sehr zahlreiche Querteilungen in allen Geweben als die Region des stärksten Wachstums gekennzeichnet. Der Pleromkörper enthält hier schon viele, ausserordentlich dünnwandige langgestreckte Zellen, doch ist der Durchmesser derselben sowie der ganzen Wurzel noch nicht wesentlich grösser geworden.

Oberhalb dieser Wachstumszone ist die freiliegende Epidermis mit Wurzelhaaren besetzt. Die Zellen sind normal langgestreckt, in der Rindenschicht etwa zwei- bis viermal so lang als breit. Im Plerom erscheinen die ersten Spiralverdickungen zunächst in zwei einander entgegengesetzten, an das Pericambium grenzenden Zellen, die durch das zarte zentrale Gewebe getrennt sind.

Auf dem Querschnitt kehren dieselben Verhältnisse wieder (Abb. 10). Einige Millimeter von der Wurzelspitze entfernt erscheint die Epidermis relativ kleinzellig mit verdickter und vorgewölbter Aussenwand; die meisten Zellen laufen in ein dünnes Wurzelhaar aus. Die äussere Periblemlage ist sehr grosszellig, die beiden inneren sind flacher und dünnwandig. In den radialen Wänden der an

das Pericambium angrenzenden Rindenschicht treten, besonders beim Färben mit Safranin, die sogenannten Casparyschen Punkte hervor, als kleine, breite Striche, die in der Mitte der Zellwand gelegen sind. Meistens ist auch von der Seite die wellenförmige Wandung dieser Endodermiszellen sichtbar. Im Periblem sind auf dem Querschnitt schon wiederholt radiale Längsteilungen einzelner Zellen zu bemerken, welche bei seitlicher Betrachtung der aufgehellten Wurzeln nicht auffallen. Die Rindenzellen sind von rundlicher Form und lassen kleine Interzellularen zwischen sich; die Zellen der übrigen Gewebe erscheinen polygonal ohne Zwischenräume. Das Pericambium als äusserste Pleromschicht ist durch den Durchmesser seiner Zellen von den benachbarten verschieden; sie sind grösser als diejenigen des angrenzenden jungen Gefässbündels, dagegen kleiner als die innersten Periblemzellen. Auf dem Längsschnittbilde sind sie durch ihre schräg verlaufenden Querwände kenntlich. In dem dünnwandigen Plerom liegen die Spiralgefässe, nach innen an Weite zunehmend. Wenn etwa sechs bis acht derselben vorhanden sind, treffen die beiden Strahlen des Bündels in der Mitte zusammen.

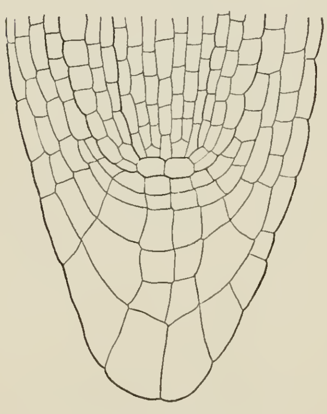


Abb. 11. Wurzelspitze von Reseda luteola. Vergr. 250.

In den jungen Wurzeln lässt sich die hier beschriebene Zusammensetzung der Gewebe bis zu einer Länge von oft mehreren Zentimetern verfolgen. Dann erst tritt eine Veränderung der Gewebe ein durch das Dickenwachstum des Gefässbündels, durch zahlreiche Teilungen in der Rinde und durch Korkbildung in deren äusseren Zellen. Das zentrale Bündel setzt sich in das Hypokotyl fort und spaltet sich erst beim Eintritt in die beiden Kotyledonen.

Die anderen untersuchten Arten zeigen hiervon so wenige Abweichungen, dass ihre anatomische Unterscheidung nicht immer möglich ist. Sie können deshalb ganz kurz charakterisiert werden.

Die Wurzelspitzen von Reseda luteola (Abb. 11) enthalten einen gelblichbraunen Farbstoff; sie lassen sich daher erst mit Eau de Javelle ganz durchsichtig machen. Der wesentliche Unterschied

von der erstbesprochenen Art liegt darin, dass das Plerom fünf Initialen aufweist, deren eine deutlich median gelegen ist und sich in medianer Einstellung ohne Längsteilung weiter verfolgen lässt. Das Pericambium verläuft auch hier von Anfang an getrennt und parallel mit den übrigen Plerominitialen. Der Pleromkörper ist an der Spitze breiter als bei Reseda lutea; dadurch wird der Bogen des Periblems flacher, was die Unterscheidung der beiden Arten ermöglicht. Die zweite Spaltung des Periblems erfolgt hier schon viel früher, meist direkt nach der ersten Teilung.

Die Spitze der Wurzelhaube wird durch Verlängerung der mittleren Zellen wesentlich schlanker.

Im weiteren Verlauf der Wurzel finden sich überall dieselben Verhältnisse (Abb. 12). Sie besteht aus relativ wenigen Zellschichten und bleibt sehr dünn. Die Endodermis ist hier an ihren welligen Radialwänden besonders deutlich zu erkennen.

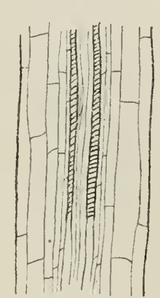


Abb. 12. Längsschnittbild d. jung. Wurzel v. Reseda luteola. Vergr. 120.

Die junge Wurzel von Reseda alba stimmt mit derjenigen von Reseda luteola fast ganz überein. Doch sind die ersten Zellen des Periblems kleiner und flacher; die zweite Längsteilung in der Rinde erfolgt etwas später; das Pericambium ist durch seine schräggestellten Querwände gut charakterisiert. An der Wurzelhaube verläuft der Bogen der äusseren Lage nicht so spitz wie bei Reseda luteola.

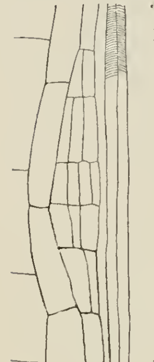
Auch Reseda odorata schliesst sich an die beiden vorhergehenden Arten an und zeigt in der Längsansicht wie Reseda luteola fünf Anfangszellen des Pleroms. Die zweite Periblemteilung folgt hier gleich auf die erste.

IV. b) Entstehung und Bau der Nebenwurzeln.

Die Anlage der Nebenwurzeln erfolgt, dem diarchen Bau des Gefässbündels entsprechend, in zwei gegenständigen Zeilen ohne bestimmte Reihenfolge und ohne regelmässige Abstände im ganzen Verlaufe der jungen Wurzel. Die Nebenwurzeln treten oft nahe am hypokotylen Glied auf, stets jedoch in einiger Entfernung von der Wurzelspitze. Oft werden zwischen die schon vorhandenen

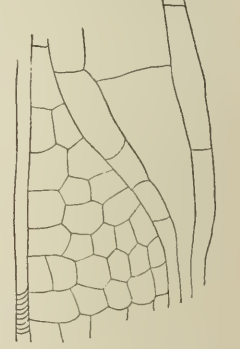
Verzweigungen neue eingeschaltet. Die Nebenwurzeln selbst sind wieder unregelmässig verzweigt.

Die Untersuchungen wurden ohne Anfertigung von Schnitten an den nach dem oben angegebenen Verfahren aufgehellten Objekten angestellt. Die Literaturangaben über die Anfangsstadien der Nebenwurzeln beziehen sich stets auf Querschnitte durch die Hauptwurzel; die hier durchgeführte seitliche Betrachtung genügt jedoch ebenfalls zur Orientierung, mit dem unwesentlichen Unterschiede, dass dabei die Zellen der Hauptwurzeln dem Längsschnitte entsprechend erscheinen.


Abb. 13. Anlage d. Nebenwurzel v. Reseda lutea. Vergr. 250.

Bei Reseda lutea geht die ganze Neubildung von der einen Lage des Pericambiums aus ohne Beteiligung der Rinde, die von innen her zerdrückt und schliesslich samt der Epidermis durchbrochen wird. Diese Durchbrechung erfolgt zum Teil mit Losreissung ganzer Zellen, die noch einige Zeit der Nebenwurzel aussen anhängen, wie dies später bei den absterbenden Zellen der Wurzelhaube der Fall ist. Die umliegenden Zellen schliessen sich dann eng an die Nebenwurzeln an.

Zuerst sieht man in medianer Einstellung im Pericambium etwa fünf übereinanderliegende Zellen breiter werden und durch tangentiale Wände sich teilen (Abb. 13). Dabei nehmen die mittleren Zellen am meisten an Grösse zu, während nach beiden Seiten hin das Wachstum allmählich abnimmt. Diese ersten Wände bilden die Grenze zwischen dem späteren Dermatogen und Periblem. Die nächstfolgende tangentiale Teilung tritt in den äusseren Zellen auf und bildet den Anfang der Wurzelhaube. Auch im Verlaufe der weiteren Stadien lässt sich die frühe Differenzierung dieses Gewebes noch nachweisen (Abb. 14). Die nächsten Wände trennen das Plerom vom Periblem ab. Hierauf folgen, der Weiterwölbung der ganzen Anlage entsprechend, sowohl radiale Teilungen, deren mittlere den Pleromkörper ausbauen, als auch tangentiale im Periblem und Plerom. Ersteres wird dadurch zweireihig mit Ausnahme der


Abb. 14. Anlage der Nebenwurzel von Reseda lutea, späteres Stadium. Vergr. 250.

mittleren Zelle, aus welcher später durch radiale Teilung zwei oder drei hervorgehen. Die Pleromzellen erhalten durch vorwiegende Längsteilung im Sinne der neuen Axe und durch teilweise Verschiebung und Streckung beim Wachstum des Ganzen ihre definitive Gestalt und Anordnung. Diese Entstehungsart bringt es mit sich, dass in der fertigen Nebenwurzel die Initialen des Zentralzylinders nicht so gleichmässig nach Anzahl und Form auftreten, als dies bei der Hauptwurzel der Fall ist. In dem Stadium, wo die Nebenwurzel das über ihr liegende Gewebe durchbricht, ist sie etwa halbkugelig. Ihre Basis hat schon den vorläufigen Umfang erreicht und ist etwa so breit wie die jüngeren Teile der Hauptwurzel. Die Gewebeschichten sind fertig angelegt und deutlich von einander abgegrenzt. Die Wurzelhaube besteht schon aus zwei bis drei Lagen. Das Periblem hat eine bis drei Initialen und ist nach innen zu dreireihig. Die Entwicklung ist auch hier schon vollendet und für eine längere Zeit des Wachstums abgeschlossen.



Abb. 15. Spitze der Nebenwurzel von Reseda lutea mit zwei Periblemlagen. Vergr. 250.

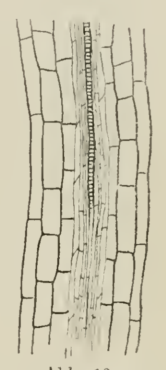


Abb. 16. Längsschnittbild derselben. Vergr. 120.

Im Plerom findet sich meist eine breite, mittlere Zelle, von der die Entstehung des Gefässbündels ausgeht, während zwei seitliche dem Pericambium angehören (Abb. 15, 16). Das Pericambium hat aber nicht immer eigene Initialen, es verläuft dann erst von der zweiten Zelle an getrennt. Hier trifft man auch zuweilen das von anderen Autoren für die von ihnen untersuchten Arten angegebene Bild, dass die Pericambiuminitialen ganz unter den übrigen Pleromzellen zusammenschliessen, also unterhalb derselben eine selbständige tangentiale Reihe zu bilden scheinen. Über diesen ersten Zellen hat der Pleromkörper dieselbe Zusammensetzung aus kleinen, länglichen Zellen wie in der Hauptwurzel.

Auch in der Nebenwurzel existiert eine an die Spitze sich

anschliessende Wachstumszone aus breiten, kurzen Zellen, die allmählich nach oben ihre normale Ausdehnung erreichen. Die beiden ersten Spiraltracheiden beginnen oben und unten an der Peripherie des Zentralzylinders in derselben Entfernung von der Spitze wie bei der Hauptwurzel; auch der weitere Verlauf der Entwicklung des Bündels ist derselbe.

Der Anschluss der Spiraltracheiden an diejenigen der Hauptwurzeln, die an das Pericambium angrenzen, geschieht anfangs in der Weise, dass sie rechtwinklig mit schwacher Verbreiterung der Basis daran anstossen. In späteren Stadien, wo sie zahlreicher sind, biegen sie nach oben und unten um, so dass ihr Anfang ganz kurz parallel dem Hauptstrang verläuft. Dadurch wird die Verbindung fester und es entsteht eine Verdickung an der Verzweigungsstelle.

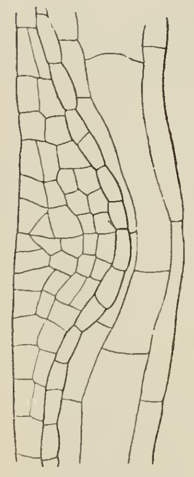


Abb. 17. Anlage der Nebenwurzel von Reseda luteola mit Wurzeltasche. Vergr. 250.

Die sekundäre Verzweigung der Wurzeln erfolgt hier in bezug auf Insertion und Zeitfolge ebenso unregelmässig wie die erste. Die Entwicklung der Gewebe ist dieselbe, doch ist der Bau der Nebenwurzeln zweiten Grades dadurch noch vereinfacht, dass das Periblem fast ausnahmslos nur zweischichtig ist, während alle ersten Seitenwurzeln, auch die der Wurzelspitze zunächst liegenden drei Periblemlagen besitzen. Auch bei längerem Verlauf bleibt dieser vereinfachte Bau der Rinde erhalten und lässt die deshalb schmäleren Seitenwurzeln von den übrigen leicht unterscheiden. Natürlich sind auch ihre Auszweigungen wieder ebenso einfach gebaut.

Ausser bei Reseda lutea wurde auch bei Reseda luteola und odorata die Bildung der Nebenwurzeln verfolgt und im allgemeinen mit der erstgenannten Art übereinstimmend gefunden. Eine auffallende Abweichung ist aber die hier auftretende Anlage einer Wurzeltasche (Abb. 17). Gleichzeitig mit den ersten Teilungen im Pericambium, aus dem auch hier die ganze spätere Nebenwurzel hervorgeht, erfolgen in der anschliessenden inneren Rindenschicht radiale Teilungen in entsprechender Anzahl. Die Zellen dieser Wurzeltasche bleiben flach und verhalten sich ebenso wie eine äusserste Lage der Wurzelhaube. Sie sind auch von Anfang an

durch dicke Wandungen ausgezeichnet. Als zusammenhängende Schicht lässt sich die Wurzeltasche noch in ihrem ganzen Verlauf bis zum Aufang verfolgen, wenn die Nebenwurzel schon aus der Hauptwurzel hervorgetreten ist. Die Wurzelhaube hat inzwischen ihre vollständige Entwicklung in vier bis fünf Lagen erreicht. Bald darauf hört das Wachstum der Wurzeltasche auf, sie reisst in der Nähe der Durchbruchsstelle ab und umgibt nun die Wurzelspitze wie eine Kalyptrogenlage. Wenn die Wurzel eine Länge von einigen Millimetern erreicht hat, ist die Wurzeltasche noch fest mit ihr verbunden. Sie ist daran zu erkennen, dass ihre Radialwände infolge ihres getrennten Ursprungs nicht an diejenigen des Kalyptrogens direkt anschliessen, sondern mit denselben abwechseln. Später wird sie als erste äussere Reihe abgestossen.

Der Bau der Nebenwurzeln zeigt demnach, wie zu erwarten war, keine grossen Unterschiede von dem der Hauptwurzel. Das wesentlichste Merkmal ist die wechselnde Anordnung der ersten Pleromzellen, die sich aus ihrer Entwicklung erklärt, wo die Mittellinie teils von einer Zelle, teils von einer Zellwand eingenommen wird und in den seitlichen, späteren Pericambiumzellen eine Änderung der Wachstumsrichtung eintritt. Das Fehlen der dritten Periblemlage kommt nur in den Nebenwurzeln zweiter und höherer Ordnung vor; die Seitenwurzeln ersten Grades unterscheiden sich hierin nicht von der Hauptwurzel. Bei ihnen erfolgt die zweite Längsteilung schon sehr früh im Anschluss an die erste. Ein weitere Eigentümlichkeit ist das frühzeitige Auftreten der Wandverdickung in der inneren Lage der Rinde, das schon bei schwacher Vergrösserung auffällt.

Die auf den ersten Blick so merkwürdige Bildung einer Wurzeltasche bei zwei Arten, während sie bei der erstuntersuchten fehlt, fand ich bestätigt durch folgende kurze Notiz in der Abhandlung von Van Tieghem und Douliot (S. 279): „Chez les Résédacées, le Caylusea abyssinica et le Reseda mediterranea n'ont pas de poche, mais les Reseda luteola, odorata, cristallina en ont une“.

Auch Eriksson weist mehrfach darauf hin, dass bei ganz nahe verwandten Arten derartige Verschiedenheiten vorkommen (S. 393 und 431). Zu erwähnen ist noch eine allgemeine Bemerkung von Van Tieghem und Douliot über die Tätigkeit der äussersten

Kalyptrogenschicht oder der Wurzeltasche beim Durchbruch der Nebenwurzelanlage (S. 278): „elle attaque, digère et absorbe — . . l'écorce du membre générateur“. Diese Behauptung fand ich bei den Wurzeln der untersuchten Reseda-Arten nicht bestätigt. Die Durchbrechung erfolgt mechanisch teilweise unter Losreissung ganzer Zellen, die dann ähnlich, wie später diejenigen der Wurzelhaube, noch eine Zeitlang der äussersten Schicht der Nebenwurzel anhaften, während die übrigen Zellen sich eng um dieselbe zusammenschliessen.

Anlage der Wurzel im Embryo.

Zur Ergänzung der anatomischen Beschreibung der Wurzelspitze wurden auch die Embryonen von Reseda lutea untersucht, um die Entwicklung der Gewebe festzustellen.



Abb. 18. Embryo von Reseda lutea. Vergr. 220.

Der erst kugelige Embryo wird durch die Anlage der beiden Kotyledonen zu einem breit herzförmigen Körper, an dem oft unten noch die Reste des Suspensors sichtbar sind. In diesem Stadium ist die Differenzierung der Gewebe schon so weit vorgeschritten, dass alles Wesentliche angelegt ist (Abb 18). Hierauf werden die beiden Lappen länger und auch der untere Teil streckt sich, wobei eine Krümmung eintritt, die dem im Samen vorhandenen Raume entspricht. Das äussere Keimblatt wird dabei grösser als das innere, eine Verschiedenheit, die auch noch an den Keimpflanzen sich mehr oder weniger bemerklich macht. Das Wurzelende wird zugleich etwas spitzer und nimmt schon im Samen seine definitive Form an. Die Keimlinge, die während ihrer Entwicklung das vorhandene Endosperm bis auf einen geringen Rest aufbrauchen, enthalten im reifen Samen sehr viel fettes Öl. Es ist deshalb nötig, um sie

ganz durchsichtig zu machen, sie durch längeres Einlegen in Xylol zu entfetten. In jungen Stadien dagegen ist ihr Inhalt mehr plasmatisch, so dass Kalilauge allein zur Aufhellung genügt. Das betreffende Material war in 50 % Alkohol aufbewahrt, der die Zellen vortrefflich fixiert hatte.

Im jungen Embryo ist zur Zeit, wo die beiden Kotyledonen eben sichtbar werden, ein ringsum scharf gesondertes Dermatogen vorhanden, das von der ersten periklinen Teilung herrührt. Die Anlage des Stammvegetationspunktes in der Mitte ist noch nicht differenziert. Die aus der Hypophyse entstandenen Zellen des Dermatogens und Periblems sind von den angrenzenden Zellen kaum mehr zu unterscheiden, während sie ursprünglich an Grösse und Form von den anderen verschieden sind. In den unteren Zellen des Dermatogens hat die Sonderung der Wurzelhaube durch Anlage der ersten periklinen Wände begonnen. Das Periblem ist vollständig vorgebildet. Auf die mittleren einreihigen Zellen folgt weiter nach oben die perikline Zweiteilung; gleich darauf ist das Periblem durch Spaltung der inneren Zellen dreischichtig. Wie in der fertigen Wurzelspitze ist auch hier die äusserste Rindenschicht durch besonders grosse Zellen ausgezeichnet. Im oberen Teile des Embryo ist das Periblem etwa zweischichtig; es ist hier nicht so deutlich vom inneren Gewebe geschieden, sondern geht allmählich in dasselbe über. Der Pleromkörper beginnt bei medianer Einstellung unten, anschliessend an die noch von der Hypophyse stammenden Peribleminitialen, mit vier gleichgerichteten Anfangszellen, in deren Mitte die ursprüngliche Mittellinie des Embryo sich erhalten hat; die Grenze zwischen Stamm und Wurzel ist dagegen nicht so scharf ausgeprägt. Die beiden mittleren Zellen sind nach oben hin verdoppelt und bilden den Anfang des künftigen Bündelstranges. Die äusseren beiden gehören dem ungeteilt verlaufenden Pericambium an. Diese Längsreihen von Plerom und Periblem nehmen den grössten Teil des Embryo ein und verlaufen nach oben weit über dessen Mitte hinaus, so dass fast das ganze Gewebe der späteren Wurzel anzugehören scheint. Dieser Umstand erklärt sich dadurch, dass bei der Keimpflanze der oberirdische Teil bis zum Auseinanderweichen des Bündels in die Kotyledonen dieselbe Gewebeanordnung aufweist, wie die Wurzel und nur durch die grössere Zahl der Periblemlagen sich unterscheidet. — Bei

Reseda alba wurden dann die Wurzeln des Keimlings im reifen Samen untersucht. Die Samen wurden in Stearin eingeschmolzen und dann aus freier Hand Querschnitte hergestellt, welche sich nach längerer Behandlung mit Xylol durch Kalilauge aufhellen liessen. Auf diese Weise erzielte ich genügend dünne und sehr durchsichtige Präparate.

Die Wurzel ist im reifen Samen schon vollständig ausgebildet. Ihre Zellen sind durch zahlreiche Querteilungen sehr kurz und breit; die einzelnen Meristeme lassen sich vom Ursprung an verfolgen. Doch sind ihre Zellen noch wenig differenziert und von gleich dicker Wandung; nur die regelmässige Anordnung in Längsreihen lässt die Gewebe unterscheiden. Ihre Anordnung bleibt sich gleich bis gegen die Trennung der beiden Kotyledonen. Die längsgestreckten schmalen Zellen des Pleroms spalten sich erst dort in zwei Stränge, die in die beiden Keimblätter verlaufen. Spiralverdickung ist noch nicht zu beobachten. Die Wurzelhaube besteht schon aus vier Zelllagen, deren äusserste dieselbe Form und Dicke der Aussenwand wie das Dermatogen aufweist. Die Epidermis und die inneren Pleromzellen sind weniger mit Inhaltsstoffen angefüllt als das übrige Gewebe.

Bei der Keimung erfahren die Gewebe eine Streckung in der Längsrichtung. Doch nehmen die Initialzellen der Meristeme wenig an Grösse zu; am meisten wachsen die äusseren Lagen der Wurzelhaube. Die spätere Wachstumszone behält im wesentlichen die Form und Grösse ihrer Zellen bei, wie sie schon im Samen vorhanden ist. Die Verlängerung des Keimlings beruht hauptsächlich auf der Streckung der mittleren Schichten um die Grenze von Stamm und Wurzel herum.

Zusammenfassung und Theoretisches.

Die Vergleichung der anatomischen Verhältnisse mit den Entwicklungsstadien im Embryo und mit Anlage und Bau der Nebenwurzeln gibt ein umfassendes Bild des Ganzen und schon Janczewski hat in seiner Einleitung auf den Wert einer derartigen Zusammenstellung hingewiesen. Sie findet sich jedoch in den oben erwähnten Arbeiten nirgends durchgeführt; nur Eriksson verglich Hansteins Arbeit über die Embryoentwicklung von Capsella mit

den allgemeinen Ergebnissen seiner Untersuchungen von anderen Arten.

Wir sahen den Bau der Wurzelspitzen in allen wesentlichen Merkmalen mit dem Kruziferen-Typus übereinstimmen, von dem sie ein besonders klares Beispiel sind. Bei keiner der mir vorliegenden Abbildungen von Wurzelspitzen laufen die Gewebe in so wenige Initialen aus wie hier, wo alle Einzelheiten im Bau und in der Entstehung der Meristeme sich so leicht verfolgen lassen. Das Plerom besteht stets aus sehr wenigen Initialzellen, deren äussere das selbständige Pericambium bilden; allerdings nicht in der Weise, wie vielfach angegeben, dass die Pericambiumzellen auch unterhalb der mittleren Gruppe zusammenschliessen.

Bei Reseda lutea entspricht die Lage und Anzahl der Initialen genau den ersten Teilungen im Embryo. Das bei den anderen Arten bei medianer Einstellung stets beobachtete Vorkommen von fünf Anfangszellen, wodurch der Zentralzylinder breiter wird, stimmt auf den ersten Blick mit diesen Entwicklungsstadien nicht überein. Man sieht nämlich eine breitere Zellreihe genau median bis nach unten sich fortsetzen, die auch auf dem Querschnitt der Wurzelspitze erkennbar ist. Janczewski erklärt diese stets wiederkehrende Mittelreihe für das frühangelegte grosse Primärgefäss, das erst nachträglich nach den äusseren seine Wandverdickung ausbildet. Er macht also hier einen Unterschied zwischen der Anlage und der Entwicklung. Nach den Abbildungen Hansteins sind beim Embryo von Capsella schon in einem sehr frühen Stadium in der Längsschicht fünf Plerominitialen vorhanden. Diese Zahl wird jedoch bei Capsella sehr bald noch grösser, ohne zur Bildung einer so auffallenden, genau median gelegenen Reihe zu führen. Den Übergang von vier zu fünf Initialen, der durch eine Verschiebung der mittleren Wand infolge ungleichen Wachstums der Zellen vor sich geht, beobachtete ich bei einer Wurzel im reifen Samen von Reseda alba (Abb. 19). Hier wird die linke mittlere Zelle breiter als die rechte; die Mittelwand kommt dadurch etwas nach rechts zu liegen. Während nun die beiden Zellen sich

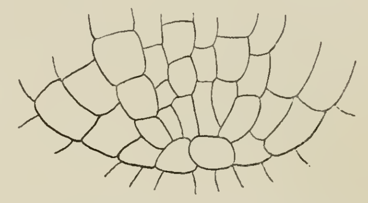


Abb. 19. Wurzelspitze von Reseda alba. Übergang von vier zu fünf Plerominitialen. Vergr. 400.

teilen, verläuft die neue Wand in der rechtsgelegenen schräg nach unten und erreicht die Grenze des Periblems nicht mehr. Es entsteht so eine kleinere Tochterzelle, die höher liegt, als die grössere (s. Figur 11). In der ursprünglichen linken Zelle dagegen geht die Spaltung regelmässig bis unten vor sich, woraus zwei gleichgerichtete Zellen resultieren. Auf diese Weise sind dann fünf Anfangszellen vorhanden, die späterhin alle ungefähr gleiche Grösse haben, deren mittlere aber nach oben hin ohne Längsteilung sich fortsetzt.

Die Verschiedenheiten im Plerom bei den Nebenwurzeln, wo aber zwischen den einzelnen Arten Übereinstimmung herrscht, erklären sich, wie oben bemerkt, aus ihrer anderen Entstehung. Am einfachsten lässt sich aus der ursprünglichen Anordnung der Zellen derjenige Fall ableiten, wo die Nebenwurzel in medianer Einstellung aus einer unpaaren Zahl von Zellen des ursprünglichen Pericambiums entsteht. Nachdem das Dermatogen und das Periblem vom Plerom abgesondert sind, bleibt die mittlere Zelle des letzteren als Initiale des Gefässbündels erhalten, während die beiden seitlichen zu Pericambiuminitialen werden.

Das Periblem beginnt in allen Fällen mit einer einfachen Reihe von Initialen. Durch zentripetale Teilung wird es mehrschichtig; es bleibt jedoch lange Zeit nur drei Zelllagen breit, bei den Nebenwurzeln zweiten Grades sind meist nur zwei vorhanden. Die äussere Periblemlage differenziert sich zuerst, da die späteren Teilungen nach innen zu sich vollziehen. Das stimmt damit überein, dass bei den Pflanzen, die zwei Anfangsschichten im Periblem haben, die äussere Reihe ringsum ungeteilt verläuft und die Vermehrung von der inneren ausgeht. Die äussere Grenzschicht des Periblems wird von den Autoren als subepidermale bezeichnet, z. B. von Janczewski (S. 180), „elle se dédouble rarement, et représente la couche sous-épidermique“. Die innerste, dem Pericambium benachbarte Schicht charakterisiert sich sehr bald als Endodermis. Sie spielt, wie oben ausgeführt, bei einigen Arten bei der Entstehung der Nebenwurzel eine Rolle, indem sie die anfänglich äusserste Schicht derselben, die Wurzeltasche, bildet.

Über den Zusammenhang von Dermatogen und Wurzelhaube sind in der Literatur sehr verschiedene Auffassungen ausgesprochen worden. Während Janczewski die Epidermis der Wurzel nur als innerste Lage der Wurzelhaube, aus der sie hervorgeht, be-

trachtet wissen wollte, hat Eriksson den besonderen Namen des Dermocalyptrogens für die Initialen der beiden Gewebe vorgeschlagen. Die hiermit übereinstimmende, ursprünglich von Hanstein eingeführte und jetzt wohl allgemein gebräuchliche Erklärung für den gemeinsamen Ursprung dieser verschiedenen Elemente ist die, dass die Wurzelhaube von den betreffenden Zellen des Dermatogens abgeschieden wird. Zu Grunde liegt allen diesen Anschauungen die unbestrittene Tatsache, dass eine Reihe von Zellen der Wurzelspitze unterhalb des Periblems durch radiale Teilung die spätere Epidermis hervorbringt, während gleichzeitig tangentiale Wände in denselben Zellen nach unten die Wurzelhaube erzeugen.

Auch die Vergleichung des einfachen anatomischen Baues bei Reseda mit den Entwicklungszuständen im Embryo und in der Anlage der Nebenwurzel lässt die zuletzt genannte Bezeichnungsweise richtiger erscheinen.

An der Entstehung der Wurzelhaube beteiligen sich in medianer Einstellung etwa sechs bis acht mittlere Zellen, indem sie durch gleichzeitige Einschaltung perikliner Wände neue Schichten abscheiden. Von diesen bleiben immer nur vier oder fünf erhalten, deren Zellen aber eine sehr beträchtliche Grösse erreichen. Durch ihr gleichmässiges Wachstum behält diese Mitte der Wurzelhaube ihre Anordnung in radialen und zugleich tangentialen Reihen; es entsteht das von allen anderen Geweben abweichende Bild einer sogenannten Säule.

Die Zellen der Wurzelhaube gelangen durch die radialen Teilungen und das Weiterwachsen des Ganzen nach den Seiten und nach oben hin. Dabei bleibt nach dem Absterben der äusseren Schichten immer nur die innerste ursprüngliche Zellreihe übrig, die dann als Epidermis den Wurzelkörper umschliesst. Dieses rein anatomische Bild führte zu der Janczewskischen Theorie. Betrachten wir aber die Entwicklungsgeschichte dieser Gewebe, so zeigt sich doch die grössere Selbständigkeit des Dermatogens. Im Embryo wird dasselbe bekanntlich durch die erste perikline Teilung differenziert. Die Einschaltung der Hypophyse bleibt hier ausser Betracht; ihre Zellen zeigen genau dasselbe Verhalten wie die angrenzenden. Erst in dem nun vorgebildeten Dermatogen treten dann unten weitere tangentiale Teilungen auf, die zur nachträglichen Bildung der Haube führen. Man könnte sie demnach gewissermassen als

eine funktionelle Anpassung des Dermatogens betrachten, wozu in dem Vorkommen von Teilungen der Blattepidermis Analogien bestehen.

Ebenso liegen die Verhältnisse bei der Entwicklung der Nebenwurzeln. Nachdem eine erste Teilung das Dermatogen hat entstehen lassen, tritt in diesem, allerdings ebenso frühzeitig, die sich später wiederholende Querteilung ein.

So ergeben hier die Vergleichung von Embryo und Anlage der Nebenwurzel die Gesichtspunkte für die Beurteilung der anatomischen Verhältnisse.

Auf die Entwicklung der Nebenwurzeln soll hier noch etwas eingegangen werden. Über die Bedeutung der ersten Längsteilungen im Pericambium findet sich in den Arbeiten von van Tieghem und Douliot und A. Lemaire folgende Auffassung: (A. Lemaire, S. 268) „Quand le pericycle est simple, il commence par se dédoubler en deux assises à l'aide de cloisons tangentielles; l'assise profonde engendre le cylindre central de la racine; l'assise superficielle se partage de nouveau pour donner naissance à deux étages dont l'interne est le générateur de l'écorce, tandis que l'extern produit en même temps la coiffe et l'assise pilifère de la racine". Demgegenüber konnte ich bei Reseda lutea sowohl als bei Reseda luteola an verschiedenen Stadien mit Sicherheit feststellen, dass die erste Teilung nur das Dermatogen entstehen lässt, und dass durch die folgende Wand Periblem und Plerom getrennt werden. Wie A. Lemaire richtig bemerkt, lässt auch, abgesehen von der direkten Beobachtung, die Verdickung der Wände und ihr mehr oder weniger geradliniger Verlauf noch in späteren Stadien ihre Entstehungsfolge genau beurteilen. So zeigt sich auch hier die Sonderung von Dermatogen und Periblem nachher viel schärfer durchgeführt als die der übrigen Gewebe. Die analogen Verhältnisse bei der Entwicklung des Keimlings lassen von vornherein diese Reihenfolge der Gewebedifferenzierung von aussen nach innen vermuten. Schon Reinke, gegen den Lemaire mit seiner Darlegung sich wendet, hatte diese Erklärung vertreten. Und betrachtet man die betreffenden Zeichnungen von A. Lemaire genauer, so erscheint es nach diesen viel wahrscheinlicher, dass die erste Teilung die Grenze zwischen Dermatogen und Periblem gebildet hat. Zu der entgegengesetzten Auffassung führte ihn jeden-

falls das sehr frühe Eintreten derjenigen Teilung, die die erste Lage der Wurzelhaube absondert; sie geht den weiteren Teilungen in diesem Gewebe weit voraus. Auch bei Reseda ist nach der Anlage der drei ersten Querwände ausser der Sonderung von Dermatogen, Periblem und Plerom die erste Lage der Wurzelhaube schon abgeschieden.

Die hier beschriebenen Wurzelspitzen von Reseda ergeben im Vergleich zu den Arten, die den bisherigen Arbeiten zu Grunde lagen, ein besonders übersichtliches Bild. Der einfache, fast schematische Bau der aus wenigen Zellschichten bestehenden Wurzeln eignet sich gut zur genauen Ableitung der einzelnen Meristeme; er ermöglicht auch die bequeme Herstellung der Präparate ohne Anfertigung von Schnitten.

Die wenigen Initialien des Pleroms mit getrenntem Pericambium, die kleine Zahl der Periblemlagen, die von einer Reihe von Anfangszellen herrühren, und der einfache, grosszellige Bau der Wurzelhaube, das alles sind charakteristische Merkmale dieser Wurzeln.

V. Blütenentwicklung.

Die eigenartige Blüte der Resedaceen hat schon wiederholt zu Untersuchungen Anlass gegeben. Sie ist im Laufe des letzten Jahrhunderts in verschiedenen Arbeiten behandelt worden, in denen die allmähliche Entwicklung der Blütenmorphologie zum Ausdruck kommt. Insbesondere erkennt man daraus den Fortschritt, der durch das Studium der Blütenentwicklungsgeschichte gemacht wurde.

Im Jahre 1837 erschienen zwei Arbeiten von St. Hilaire, worin auch die damalige Literatur berücksichtigt ist; sie enthalten jedoch meist Anschauungen, die heute nicht mehr gültig sind. Payers Bearbeitung aus dem Jahre 1854 ist die Grundlage aller späteren Untersuchungen. Kurze Zeit darauf (1856) folgte die umfassende „Monographie de la famille des Résédacées“ von Müller. Später hat sich hauptsächlich Eichler in seinen Blütendiagrammen mit der Resedaceen-Blüte befasst und gleichzeitig F. Schmitz in seiner Arbeit über „die Familiendiagramme der Rhoeadinen“. Am wenigsten sind die Stellungsverhältnisse der Staubblätter in der

vorliegenden Literatur aufgeklärt, so dass es zweckmässig erschien, sie hier besonders zu berücksichtigen.

Payer schreibt hierüber: „Cette question, presque insoluble jusqu'a présent, l'organogénie permet de la resoudre avec la plus grande facilité".

Eichler dagegen bemerkt zwanzig Jahre später: „dass keine festen Beziehungen zu Kelch und Krone, weder in Zahl noch Stellung erkannt werden können".

Sehr häufig sind auch bisher Angaben verallgemeinert worden, die nicht für alle Arten der Familie zutreffen. Die Blüte der einzelnen Arten zeigt bei näherer Untersuchung viel mehr Verschiedenheiten, als man bei Betrachtung des wenig verschiedenen äusseren Habitus anzunehmen geneigt ist.

Die Reihenfolge der hier behandelten Arten ist ohne Rücksicht auf die Einteilung der Gattung so gewählt, dass die einfacher zu erklärenden Blüten, in der Regel diejenigen mit niederer Staubblattzahl, zuerst besprochen werden. —

Dem von Schmitz angenommenen theoretischen Diagramm am nächsten steht Reseda alba (Abb. 20), deren Formel $K\,5$, $C\,5$, $A\,5 + 5$, $\underline{G}\,(4)$ ist.

Nach Müllers „Monographie des Résédacées" kommen auch sechszählige Blüten vor, aber sehr selten.

Auch Payer erwähnt dies: „la fleur (des Résédacées) est le plus souvent quinaire. Quelquefois cependant on observe sur certaines espèces, en même temps que des fleurs quinaires, des fleurs avec le type 4 (ex. Reseda luteola) ou des fleurs avec le type 6 (ex. Reseda alba)". Aus der ausführlichen Monographie von Müller geht hervor, dass die kleine Sektion Leucoreseda überwiegend fünfzählig ist, während die beiden Sektionen Resedastrum und Glaucoreseda sechszählig sind und nur Luteola vierzählige Blüten hat.

Von den fünf Kelchblättern von Reseda alba liegt das eine median hinten. Die Petalen wechseln mit den Kelchblättern ab: sie sind alle von beinahe gleicher Grösse: Eichler hebt hervor, dass dies der geringste Grad von Zygomorphie in der Krone der Reseda sei. Auf die Petalen folgt der erst nach allen andern Blütenteilen angelegte Diskus: er ist bei der vorliegenden Art schwach entwickelt. Staubblätter sind zehn bis dreizehn vorhanden,

meist zwölf oder elf, über deren Stellung verschiedene Ansichten geäussert worden sind. Wo zehn Staubgefässe vorhanden sind, stehen sie nach Eichler „zur Hälfte über den Kelch-, zur andern Hälfte über den Kronblättern“. Dies stimmt auch mit meinen Beobachtungen.

Payer führt den Fall von elf Staubblättern an und erklärt ihn folgendermassen: „une est superposée au sépale postérieur, huit sont superposées par paire a chacun des quatre autres sépales, enfin deux sont superposées chacune à l'un des pétales postérieurs“.

In dem betreffenden Diagramm bei Eichler stehen die Staubblätter in einem Kreise mit Ausnahme der beiden, die dem mittleren Kelchblattpaar entsprechen; diese sind weiter nach innen gestellt. Das erinnert an die Behauptung von F. Schmitz, dass die Blüten der Resedaceen obdiplostemmon seien. Soweit ich beobachten konnte, entstehen bei Reseda alba alle Staubgefässe in gleichem Abstande vom Mittelpunkte der Blüte, deshalb kann hier diese Frage nicht entschieden werden. Auch bei Müller findet sich die Bemerkung (S. 41): „Dans quelques cas, où il y a seulement dix ou moins d'étamines, elles ne se montrent que sur un seul rang“. Gerade hier ist die Annahme von zwei Blütenkreisen eine rein theoretische; umsomehr, als Schnitte durch sehr weit entwickelte Blüten die Insertion der Staubfäden stets in gleicher Entfernung von der Axe zeigten, oder wenigstens bei vorhandenen ganz geringen Unterschieden keine Regelmässigkeit hierin herrschte. Es ist also im vorliegenden Falle nur die teils episepale, teils epipetale Insertion und die Analogie mit den andern Arten, die hier die Annahme von zwei Kreisen begründen. Schon St. Hilaire (II. Mém. S. 37) kam durch Vergleichung mit dem von R. Brown aufgestellten Typus der Dikotyledonenblüte zu dem Ergebnis: „Donc il sera naturel de les considérer aussi comme formant deux verti-

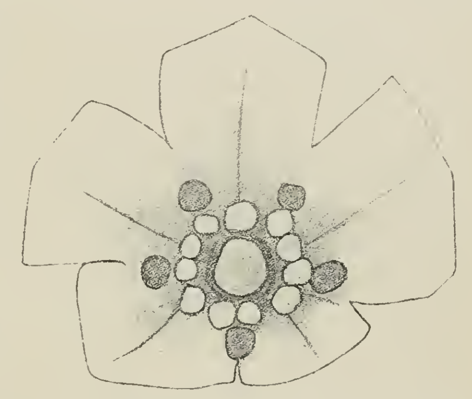


Abb. 20. Blütenknospe von Reseda alba nach Entfernung der inneren Organe. Vergr. 90.

cilles". Damit ist dann eine genügende Erklärung des Androeceums gegeben. Nur die anscheinend unregelmässige Einschaltung weiterer Staubblätter kompliziert die Sache einigermassen. Der Karpellkreis ist vierzählig und die Anlage des ersten oberen Karpellblattes stimmt ebenfalls mit der regelmässigen Alternation überein. Die Samenanlagen entspringen an den Verwachsungsstellen der Fruchtblätter; diese Stellen entwickeln sich bei der Samenreife stärker, so dass der Querschnitt der reifenden, einfächerigen Kapsel ein quergestelltes Quadrat bildet. Entsprechend der offenen Kapsel der Resedaceen sind auch die Fruchtblätter von Anfang an oben nicht verwachsen.

Die Blüten von Reseda lutea sind sechszählig. Zwei Kelchblätter stehen median; das obere ist stärker entwickelt als das untere. Dies entspricht dem Bau der ganzen Blüte, die im oberen Teil früher und stärker ausgebildet ist, während der untere etwas zurückbleibt. Die sechs Kronblätter wechseln mit den Sepalen ab; das obere Paar ist dreilappig, das mittlere zweilappig und das untere Paar ist ungeteilt, dem mittleren Lappen der beiden oberen Kronblätter entsprechend. Dadurch wird die Blüte deutlich medianzygomorph. Der Diskus ist erheblich stärker als bei Reseda alba ausgebildet; auch hier ist die hintere Seite in der Entwicklung gefördert. Nach Wydler (Flora 1851, S. 242) erfolgt sogar die Verstäubung des Pollens in der Blüte längs der Mediane alternativ abwärts; also macht sich die absteigende Entwicklung noch in diesem späten Stadium bemerklich. Die Staubblattzahl ist eine schwankende; in der Literatur sind meist ungefähr zwanzig angegeben; ich fand bei verschiedenem Material einmal sechzehn bis zweiundzwanzig, das anderemal zwölf bis zwanzig Staubblätter. Als durchschnittlicher Typus stellte sich das siebzehnzählige Androeceum heraus. Dabei stehen die Staubblätter in zwei Kreisen, wovon der erste, episepale, elf enthält. Es wurde nämlich vor dem oberen Kelchblatt immer nur ein einzelnes, das bei allen Blüten das grösste war, gefunden; vor den anderen fünf Kelchblättern befindet sich dann je ein Paar von Staubgefässen. Der innere Kreis besteht aus sechs einzelnen epipetalen Staubblättern. Von den drei Karpellblättern steht das erstangelegte median oben. Beim Querschnitt der reifen, oben offenen Kapsel ist die unpaare Kante unten, analog den Verhältnissen bei Reseda alba.

Die Entwicklung der Blüte von Reseda lutea (Abb. 21) hat schon Müller beschrieben. Er hat hier zwei Antherenkreise angenommen; über die Gruppierung der Staubblätter bemerkt er, ohne auf die Alternation einzugehen (S. 41): „Lorsque leur nombre est plus considérable comme dans le Reseda lutea, leur verticille extérieur possède à-peu-près autant d'anthères qu'il y a de pétales et de sépales à la fois, et leur verticille intérieur offre alors un plus grand nombre, que dans le Caylusea abyssinica, mais ni leur nombre, ni leur position n'offrent une constance tant soit peu appréciable. Tantôt le verticille intérieur est complet autour de l'ovaire, tantôt il est incomplet, et dans ce dernier cas c'est généralement du côté supérieur, mais pas toujours, que se trouvent placées les anthères". Zuerst erscheint das hintere Kelchblatt, dann die beiden seitlichen Paare, das untere kommt erst später zum Vorschein. In dem Stadium, wo die fünf oberen Sepalen vorhanden sind, sieht man schon die Höcker der beiden oberen Petalen und den Beginn des ersten Staubblattes vor dem medianen Kelchblatte. Hierauf folgen das mittlere Paar der Blumenblätter und fast gleichzeitig die beiden oberen Paare des äusseren Staminalkreises und die vor den oberen Kronblättern stehenden Staubblätter des inneren Kreises. Damit beginnt die Entwicklung eines einfachen, zentralen Höckers, der ebenfalls in seinem hinteren Teile früher ausgebildet wird und der später die Karpelle trägt. Nun erst erscheint das sechste vordere Kelchblatt und nacheinander das dritte und vierte innere Staubblatt vor den mittleren Blumenblättern, die beiden unteren seitlichen Staubblattpaare vor den unteren paarigen Kelchblättern und die zwei untersten Petalen. Der Höcker des späteren Karpellkreises ist nun ein ringförmig begrenzter Wulst geworden; dann entstehen vor den unteren Kronblättern das fünfte

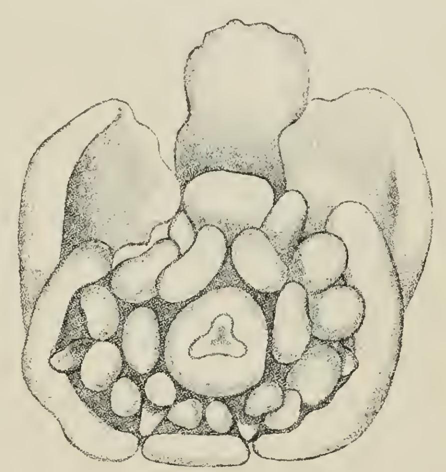


Abb. 21. Typische Blütenknospe von Reseda lutea nach Anlage sämtlicher Staubblätter. Vergr. 90.

und sechste Staubblatt des inneren und vor dem sechsten Kelchblatt das unterste Paar des äusseren Staminalkreises. Häufig treten noch einzelne Staubblätter eines dritten Kreises auf, die dann episepal stehen.

Sehr regelmässig steht dann ein Staubblatt oder ein Paar vor dem hinteren unpaaren Staubblatt des äusseren Kreises, auch ist das mediane vordere Staubblatt des dritten Kreises oft vorhanden; weniger häufig die seitlichen. Dadurch erhalten die Blüten mehr als siebzehn Staubblätter; nach Döll kommen bei Reseda lutea bis vierundzwanzig vor. Doch tritt zuweilen Verdoppelung im zweiten Staubblattkreise auf, die auch eine Störung der Symmetrie zur Folge haben kann. Unsymmetrische Blüten kommen auch durch Fehlen eines seitlichen Staubblattes des zweiten Kreises zu stande; sie sind aber im allgemeinen selten. Nachdem die Staubblätter angelegt sind, erscheint der zentrale Höcker rings um seine Axe schwach hervorgewölbt; er wird abgerundet dreieckig und zugleich tritt median hinten die Anlage des ersten Karpellblattes hervor. Kurz darauf sind auch die beiden anderen sichtbar.

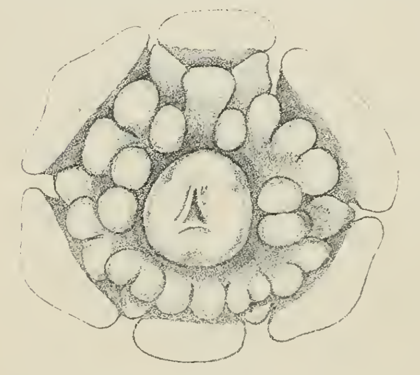


Abb. 22. Blütenknospe von Reseda odorata. Vergr. 90.

Die Blüten von Reseda odorata (Abb. 22) sind sechszählig wie die von Reseda lutea. Von den Kelchblättern stehen zwei median, die Kronblätter alternieren mit den Kelchblättern und sind von sehr verschiedener Grösse und Form, wodurch die Blüte ausgeprägt median-zygomorph wird. Der Diskus ist wie bei Reseda lutea oberseits stärker entwickelt. Von dem dreizähligen Karpellkreis steht das erstangelegte Blatt median hinten. Die von Payer abgebildeten Blütenknospen von Reseda odorata sind in den äusseren Kreisen fünfzählig, während vier Karpellblätter vorhanden sind; ein Verhältnis, das nach der sonstigen Literatur als eine äusserst seltene Ausnahme zu betrachten ist. Nach Müller sind zwanzig bis zweiundzwanzig Staubblätter vorhanden; ich fand bis vierundzwanzig. Das Androeceum besteht hier wieder aus zwei

Kreisen; doch unterscheidet sich diese Art dadurch von Reseda lutea, dass hier der innere Staubblattkreis ebenfalls verdoppelt ist; dagegen sind nie Teile eines dritten Kreises vorhanden. Das hintere episepale Staubblatt ist hier ebenfalls stets einfach. Die typische Blüte von Reseda odorata hat demnach elf Staubblätter des äusseren und zwölf des inneren Kreises. Einmal fand ich auch drei Staubblätter an Stelle eines Paares; Payer hält diesen Fall für häufiger und erklärt die Blüte anders; vielleicht veranlasst durch besondere Verhältnisse der ihm vorliegenden fünfzähligen Blüten. Er schreibt darüber: „Enfin, lorsque il y a un grand nombre d'étamines, comme dans le Reseda odorata, c'est que devant chacun des sépales latéraux et des sépales antérieurs, au lieu de deux ou trois étamines, il en naît un plus grand nombre". Seine Zeichnungen jedoch lassen sich mit meinen Ergebnissen in Einklang bringen; nur ist infolge der Darstellung der Seitenansicht dort die Unterscheidung der beiden Kreise nicht möglich. Eichler gibt, wie schon eingangs erwähnt, für die Blüten mit zahlreichen Staubgefässen keine Erklärung.

Die erste Anlage der Blüte, ein einfacher Höcker, sitzt in der Achsel des Tragblattes zwischen den beiden Basalzähnchen. Vor der Differenzierung der Kelchblätter wird dieser Höcker, den fünf ersten derselben entsprechend, schwach fünfeckig; das später als die anderen erscheinende sechste Kelchblatt, das median vorne steht, ist noch nicht angelegt. Die Blüte ist also im Anfange ihrer Entwicklung noch nicht sechszählig. Am deutlichsten sind die beiden Kanten des Fünfecks, mehr den seitlichen hinteren Blättern entsprechend, die dann auch wie bei Reseda lutea zuerst erscheinen. Bald darauf folgt das hintere mediane Kelchblatt. Dann sieht man die unteren seitlichen Kelchblätter hervortreten, nach ihnen das obere und das mittlere Paar der Petalen und das sechste Kelchblatt. Die Anlage der Staubblätter entspricht derjenigen bei Reseda lutea. Die Entwicklung schreitet hier so sehr von oben nach unten vorwärts, dass immer ein Paar des äusseren und ein Paar des inneren Kreises abwechselnd angelegt wird; in der Zeitfolge der Staubblattanlagen ist demnach ein Unterschied der zwei Kreise nicht vorhanden. Dieser wird jedoch deutlich durch die Stellung der äusseren episepalen, und der inneren, epipetalen Stamina zum Ausdruck gebracht. In der Mitte der Blütenknospe

ist während der Anlage der letzten Staubblätter ein rundlicher Wulst entstanden, der schon ringsum herausgewölbt ist. Auch hier erscheint zuerst das mediane hintere Fruchtblatt, nach diesem die beiden andern. Die reife Kapsel ist kürzer und breiter als bei Reseda lutea; sie ist wie bei den anderen Arten der Gattung oben geöffnet.

Reseda luteola schliesst sich im allgemeinen nahe an die anderen Arten der Gattung Reseda an. Die Blüte zeigt jedoch verschiedene Abweichungen, weshalb Luteola eine selbständige Untergattung von Reseda bildet. Sie wurde früher auch verschiedentlich als eigene Gattung aufgestellt; als Arkopoda Luteola Rafinesque und als Luteola tinctoria Webb. et Berthol.

Die beiden äusseren Kreise der Blüte sind anscheinend vierzählig, doch wurde ihre Ableitung von einer fünfzähligen Blütenhülle schon lange erkannt. Die Kelchblätter stehen nämlich im liegenden Kreuz, was schon darauf hindeutet, dass das obere Kelchblatt unterdrückt ist. Auch hier sind die hinteren Sepalen grösser als die vorderen. Die Petalen alternieren mit den Sepalen und sind von sehr verschiedener Grösse; dadurch wird die Blüte deutlich median-zygomorph. Das obere Blumenblatt hat vier grössere Lappen neben einigen kleineren Auszweigungen, die mittleren Petalen sind zweilappig, das untere ist meist ungeteilt und lanzettlich oder mit zwei nur sehr kleinen Seitenlappen versehen.

Schon St. Hilaire (I. Mémoire S. 23) hat diese vierzählige Blütenhülle richtig erklärt und seine Anschauung durch Vergleichung mit der fünfzähligen Blüte von Reseda alba und durch Beobachtungen an Reseda luteola begründet. Seine Zusammenfassung lautet: „Les deux verticilles extérieurs du Reseda luteola peuvent par conséquent être considérés comme réduits au nombre quaternaire par la suppression de la division calicinale supérieure et la soudure des deux grands pétales aussi supérieurs“. Bei Payer, der die Arbeit von St. Hilaire kannte, findet sich über die Kelchblattstellung die unrichtige Beschreibung (S. 194): „Quand la fleur est quaternaire, un sépale est postérieur, un autre antérieur et deux sont latéraux“. Der Blumenblattkreis ist dort nicht besonders erwähnt, die allgemeine Bemerkung darüber lautet: „Les pétales des Reseda alternent avec les sépales“. Müller

in seiner Monographie ist auf eine Erklärung des vierzähligen Kelches nicht eingegangen, er erwähnt nur seine Stellung: „Dans le Reseda luteola il n'y a ni sépale supérieur ni inférieur, mais tous les quatre sont symétriquement latéraux". Bei Beschreibung des Kronblattkreises bemerkt er dagegen: „Il faut remarquer, que le pétale supérieur du Reseda luteola est composé (toujours) de deux pétales soudés, ce qu'on constate facilement par sa genèse". In seiner Abbildung des betreffenden Kronblattes sind bei dem jungen Stadium die beiden Hauptnerven durch einen erheblichen Zwischenraum getrennt, bei der Zeichnung des fertigen Blattes dagegen laufen alle Nerven unterhalb des Nagels zusammen. Etwas später schrieb Wydler (Flora 1859, S. 294) über die Blütenhülle von Reseda luteola: „Kelch und Krone durch Fehlschlagen des medianen (hinteren) Sepalum und des medianen (vorderen) Petalum (von dem doch oft Spuren vorhanden) tetramerisch". Die Veranlassung zu dieser Anschauung dürfte wohl das gelegentliche Fehlen des unteren Kronblattes sein. Bei Buchenau (Bot. Zeitung 1853, S. 384) findet sich nämlich die Bemerkung: „Nicht selten schlagen sie auch ganz fehl, zuweilen bei Reseda lutea, Luteola". Ich selbst habe keinen derartigen Fall beobachtet. Die Staubblattzahl ist bei Reseda luteola eine sehr bedeutende, nach Döll (S. 1255) 16—40. Müller (S. 25) gibt „ungefähr 25" an; ich fand bei völlig entwickelten Blüten 25—28 Staubblätter. Über ihre Anordnung liegt die Angabe von Müller vor (S. 41): „Dans le Luteola les étamines se trouvent sur 3—4 rangs". Der Karpellkreis ist hier wieder dreizählig, wie bei Reseda lutea und odorata; er ist jedoch anders gestellt, indem das dritte mediane Fruchtblatt unten steht. Die Kapsel ist sehr kurz und breit, mit stark nach der Mitte gebogenen Zähnen. Sie zeigt aussen sechs deutliche Rinnen zwischen sechs Längswülsten, denen innen Höhlungen entsprechen, in welchen die zahlreichen Samen liegen. Die Fruchtblätter fand ich bis zu $^2/_3$ ihrer Länge verwachsen; auch Müller (S. 205) beschreibt das Ovarium „usque ad quartam partem vel paulo profundius in dentes tres divisum". Im Gegensatze dazu sagt Eichler (S. 217) von Reseda luteola: „Bei ersterer Art bleiben die einzelnen Fruchtblätter für sich frei, biegen jedoch ihre Ränder unterwärts derart zusammen, dass Fächer entstehen mit den Eichen auf gewöhnliche Art im Innenwinkel

(Fig. 86 E.); indem aber nach oben hin die Ränder sich nicht mehr erreichen, bleiben die Fruchtblätter auch auf der Innenseite bis weit hinunter geöffnet". Ebenso schreibt Hellwig in Engler-Prantl (III. 2. S. 240): „Karpelle nur am Grunde verwachsen,

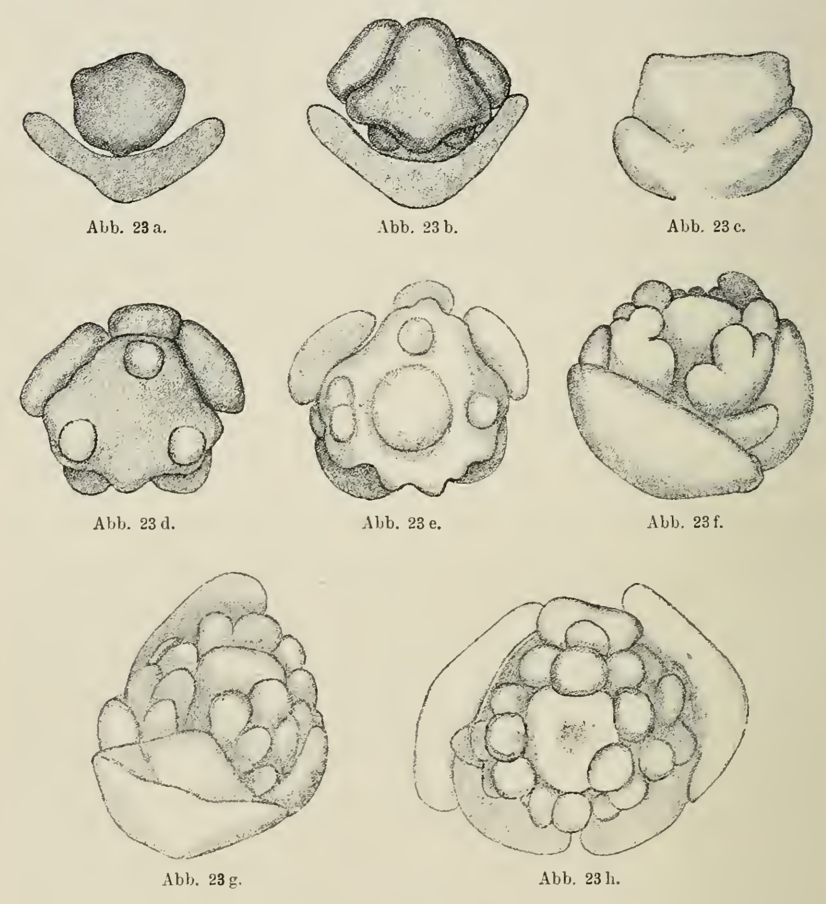


Abb. 23, a—h. Verschiedene Stadien der Blütenentwicklung von Reseda luteola. Vergr. 130. (c = Seitenansicht.)

die Ränder eingeschlagen und die Samen tragend". Bei vierzähligen Früchten stehen die Fruchtblätter nach Döll (l. c.) episepal.

Die Entwicklung der Blüte von Reseda luteola (Abb. 23, a—h) beginnt in der Achsel des Tragblattes mit einem schwach fünfeckigen Höcker, an dem zuerst die Anlagen der zwei mittleren Kelchblätter

sichtbar sind. Nach diesen erscheinen die beiden vorderen Sepalen, kleiner und zarter als die ersteren. Auch hier ist also wieder die hintere Seite der Blüte in der Entwicklung gefördert. Der Wulst innerhalb der Sepalen wird ungleich vierseitig und seine abgerundeten Ecken stehen im aufrechten Kreuz. Oben entsteht dann die breite Anlage des ersten theoretisch doppelten Blumenblattes, darauf folgen die Höcker der beiden seitlichen und des vorderen Kronblattes als dünne schuppenförmige Lappen. Das hintere Kronblatt wird vom ersten Beginn der Entwicklung an sehr breit angelegt. In dem Stadium, wo die ersten Staubblätter hervortreten, zeigt dieser Wulst schon zwei kleine Höcker, die durch eine schwache Furche in der Mitte getrennt sind. Bei meinem Material fand ich stets zwei bis zur Insertionsstelle getrennt verlaufende Hauptnerven (Abb. 24). Indessen hat sich der ganze zentrale Körper stark herausgewölbt; oben an ihm treten nun die ersten Staubblattanlagen innerhalb des Randes auf, nicht wie bei den bisher besprochenen Arten am Rande selbst. Zuerst kommt ein hinteres Staubblatt vor dem Doppelhöcker des hinteren Blumenblattes zum Vorschein, dann die zwei seitlichen, die nicht genau vor den mittleren Petalen stehen, sondern etwas mehr nach vorn gerückt sind. Ein viertes Staubblatt, median vorne, erscheint dann, während neben den seitlichen Staubblattanlagen schon neue Höcker sichtbarwerden. Die weiteren Staubblätter entstehen nach dem Rande des ganzen Wulstes zu, an dem bei älteren Stadien immer neue Staubblattanlagen sichtbar werden. Ihre Anordnung suchte Müller durch Annahme von drei oder vier Antherenkreisen zu erklären (s. o. S. 51). Dies würde den bei Reseda lutea gefundenen Verhältnissen etwa entsprechen und Stadien, in denen ungefähr zwanzig Staubblätter vorhanden sind, ergeben tatsächlich Bilder, die eine solche Erklärung nahelegen. Dagegen gelang es nicht, dabei eine vollständige Regelmässigkeit in bezug auf die Alternation der betreffenden Kreise mit den Kelch- oder Kronblättern festzustellen. Über die anscheinend zentrifugale Entstehungsfolge im Androeceum findet sich nur bei Chatin eine



Abb. 24. Oberes Kronblatt von Reseda luteola. Vergr. 15.

Bemerkung, allerdings ohne nähere Angabe (S. 122): „C'est encore le développement centrifuge, mais avec quelques irrégularités, qu'on retrouve dans les Résédacées, famille, qui, par l'évolution de l'androcée, ainsi que par plusieurs des caractères morphologiques, est quelque peu dissidente". Erst bei seitlicher Betrachtung sehr junger Stadien gelang es, zu ermitteln, dass die Anlage der Staubblätter in Phalangien erfolgt. Und zwar sind es vier epipetale Phalangien, die in der oben erwähnten Reihenfolge entstehen. Das obere Phalangium bildet meist ausser dem terminalen zwei seitliche Lappen und einen Rückenlappen aus. Die beiden seitlichen Phalangien oder eines derselben haben häufig zwei annähernd gleiche Endlappen statt eines einzigen; bei dem unteren, das viel schwächer entwickelt ist, als die anderen, fehlt gewöhnlich der Rückenlappen in diesem jungen Stadium noch. Die Angabe bei Döll (l. c.) „Oft 16 Staubgefässe" lässt wohl auf vierzählige Phalangien schliessen. Dass diese Reihenfolge der Entwicklung auch späterhin noch bemerkbar ist, ergibt sich aus einer Beobachtung von Wydler (Flora 1851, S. 242), wonach die dem Ovarium zunächst stehenden Antheren sich zuerst öffnen und die Verstäubung des Pollens zentrifugal fortschreitet. — Sobald in der Blüte mehr als ungefähr 16 Staubgefässe angelegt sind, lässt sich die weitere Ausbildung der Phalangien nicht mehr übersehen, da die oberen Staubfäden die schwachen darunter liegenden Höcker verdecken, welche anscheinend unregelmässig am Rande der Axe entstehen. Während hier also die Endlappen der Phalangien in der Reihenfolge von oben nach unten erscheinen, wird durch die zentrifugale Weiterbildung der einzelnen Phalangien die median absteigende Entwicklung der ganzen Blüte vollends verdeckt und ist nur in ihren allerersten Stadien deutlich. Deshalb bemerkt Müller darüber, allerdings ohne die Sache erklären zu können (S. 32): „La différence du haut et du bas de la fleur dans le Luteola est peu marquée".

Die Anlage des Karpellkreises an der stark emporgewölbten Axe wird meist bemerklich, nachdem schon zahlreiche Staubblätter vorhanden sind; mit Ausnahme der Stellung der drei Karpellblätter entspricht sie derjenigen der anderen Arten.

Zusammenfassung.

(Abb. 25—28.)

Trotz der mancherlei Abweichungen in Anlage und Ausbildung einzelner Blütenkreise ist die Blütenentwicklung der Resedaceen im allgemeinen gleichartig.

Bei allen bisher beschriebenen Arten werden die Blütenkreise absteigend angelegt statt gleichzeitiger Anlage und Ausbildung ihrer einzelnen Teile.

Müller untersuchte Caylusea abyssinica, die fünfzählige Blüten mit freien Karpellen besitzt und fand die Blütenentwicklung der von Reseda entsprechend. Ebenso hat Astrocarpus sesamoides nach Payer absteigende Entwicklung der Blüte.

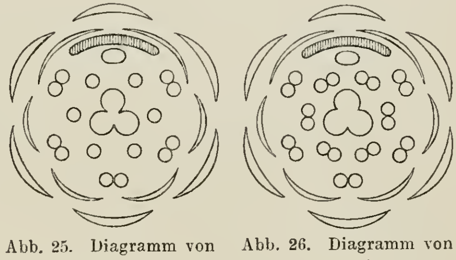


Abb. 25. Diagramm von Reseda lutea.

Abb. 26. Diagramm von Reseda odorata.

Zugleich ist allgemein, dass die oberen Blütenteile, besonders die Petalen grösser sind, als die unteren, während dagegen im Androeceum die Zahl der angelegten Staubblätter unten überwiegt. Schon St. Hilaire hat bei Beschreibung der äusseren Kreise der Blüte darauf hingewiesen (I. Mém. S. 24):

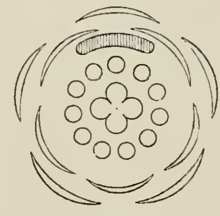


Abb. 27. Diagramm von Reseda alba.



Abb. 28. Diagramm von Reseda luteola.

„De tout ce qui précède il résulte que dans la fleur-type du Reseda les additions ont lieu à la partie inférieure, et les suppressions à la partie supérieure“. Die absteigende Anlage und oberseits massigere Ausbildung der Blütenkreise haben zur Folge, dass die Resedaceenblüte, deren Grundplan radiär-symmetrisch ist, median-zygomorph wird. Am meisten kommt dies durch die in Grösse und Form so verschiedenen Kronblätter zum Ausdruck; ebenso auch im Grundriss der Blüte durch den nur an der Oberseite der Blütenaxe stärker ausgebildeten halbmondförmigen Diskus. Der Grad der zygomorphen Ausbildung ist sehr verschieden; am nächsten stehen

noch von den bisher besprochenen Arten der radiären Symmetrie die Blüten von Reseda alba; ausserdem Randonia africana Cosson nach der Beschreibung des Autors (S. 275, Annales sc. nat. 1864). Bei diesen beiden Arten ist die Zahl der Staubblätter ungefähr gleich der der Kelch- und Kronblätter zusammen. Reseda odorata und lutea mit viel grösserer Zahl von Staubblättern sind deutlich zygomorph; mehr noch Reseda luteola, die ausser der grossen Vermehrung der Staubblätter in verschiedenen anderen Punkten von den übrigen Arten abweicht. Oligomeris wird nach Eichler durch die starke Reduktion im Kron- und Staubblattkreise ebenfalls ausgeprägt zygomorph.

Kleine Unregelmässigkeiten durch Fehlen oder Auftreten einzelner Staubgefässe stören zuweilen die Zygomorphie; sie sind jedoch hier nicht weiter in Betracht zu ziehen.

Der Blütenhöcker in der Achsel des Tragblattes ist anfangs seitlich von den beiden Basalzähnchen des Tragblattes eingeschlossen. Diese werden durch die Vergrösserung der Blütenanlage beiseite gedrückt und stehen schliesslich nach unten ab. Die Kelchblätter strecken sich rasch nach ihrer Entwicklung und schliessen die inneren Teile der Blüte ein, ohne jedoch die Antheren vollständig zu überdecken. Bei Reseda odorata und lutea erfolgt die Anlage des obersten Kelchblattes fastgleichzeitig mit der der beiden seitlichen oberen, bei Astrocarpus wird es nach Payer beträchtlich später angelegt und beibt sehr klein, wie auch bei Caylusea; bei Reseda luteola ist es ganz unterdrückt.

Die Petalen bleiben während der Anlage der inneren Blütenkreise sehr klein; sie wachsen erst später weiter, wenn der Diskus entsteht und auch die andern Blütenteile nahezu ihre definitive Grösse erreichen. Die Grösse und Zerteilung der Petalen und die Ausbildung des Nagels ist sehr verschieden innerhalb der einzelnen Blüten. Der Diskus entsteht erst, nachdem alle anderen Blütenteile angelegt sind. Das nektarausscheidende Gewebe befindet sich nach Bonnier und Warnstorf an der Hinterseite des Diskus und ist durch die übergreifenden Nägel der Kronblätter noch besonders geschützt. Die Ausbildung des Diskus bei den verschiedenen Arten ist ungleich stark, am schwächsten bei Reseda alba. Randonia africana Cosson (l. c.) hat einen oberseits doppelten Diskus.

Die Staubblätter differenzieren sich in Anthere und Filament ebenfalls erst nach der vollständigen Anlage aller Blütenkreise. Die Stellungsverhältnisse sind sehr verschiedenartig; ob hierbei eine bestimmte Progression vorliegt, etwa der zunehmenden Zahl der Antheren entsprechend, wie auch Müller anzunehmen scheint, lässt sich auf Grund der wenigen Arten, deren Blütenentwicklung bisher untersucht wurde, nicht sicher entscheiden. Bei Reseda alba ist nicht nachzuweisen, welcher der beiden Staubblattkreise der innere ist. Bei Randonia africana sind nach Cossons Diagramm (l. c.) 16 Staubblätter vorhanden, soviel als Sepalen und Petalen zusammen; diese Staubblätter sind alle auf gleicher Höhe inseriert. Payer untersuchte Astrocarpus sesamoides, dessen Blütenhüllkreise fünfzählig sind, während die Staubblattzahl elf bis dreizehn beträgt. Die Insertion der Staubfäden entspricht nach Payers Zeichnungen der von mir bei Reseda alba beobachteten; ebenso stimmt nach Müller Caylusea abyssinica mit Reseda alba überein; beide Autoren nehmen jedoch zwei Kreise im Androeceum an. Bei Reseda lutea und Reseda odorata sind zwei Staubblattkreise vorhanden, von denen bei Reseda lutea der äussere episepale, bei Reseda odorata dieser ebenso wie der epipetale verdoppelt ist. Reseda luteola, mit der höchsten Staubblattzahl in der Familie, unterscheidet sich von den andern Arten durch die oben beschriebene Anlage der Staubblätter in vier Phalangien mit basipetaler Reihenfolge der einzelnen Abschnitte. Die bei den oberen Antheren beginnende und auf beiden Seiten nach unten fortschreitende Verstäubung des Pollens, die mit der Blütenentwicklung zusammenhängt, wurde von Wydler, Buchenau und neuerdings von Warnstorf beobachtet; nur Reseda luteola macht nach Wydler davon eine Ausnahme (infolge der abweichenden Anlage der Staubgefässe); doch ist auch bei dieser Art die Anlage der Blütenteile absteigend, aber nicht in dem Masse, wie bei den anderen.

Die Zahl und Stellung der Fruchtblätter wechselt sehr; auch innerhalb derselben Arten kommen mehr oder weniger Fruchtblätter vor. Die beiden Karpelle von Randonia africana sind median; von drei vorhandenen stehen bei Reseda luteola zwei nach hinten, bei Reseda odorata und lutea eines. Die vier Fruchtblätter von Reseda alba und von Oligomeris stehen im auf-

rechten Kreuz. Bei Astrocarpus sind meist fünf vorhanden, die mit den Kelchblättern alternieren. Die Kapsel ist bei allen Arten mit Ausnahme von Ochradenus offen.

Schon St. Hilaire hatte die Resedaceenblüte mit dem von Rob. Brown und ihm aufgestellten Typus der Dikotyledonenblüte verglichen. Da er jedoch den Petalenkreis wegen des Nagels der Kronblätter für zwei Kreise hielt und den Diskus als selbständigen Blütenkreis auffasste, konnten seine Ergebnisse nicht lange Geltung behalten.

Später befasste sich Schmitz mit dieser Frage und leitete die Resedenblüte hauptsächlich auf Grund von Payers Arbeit von fünf fünfgliedrigen Wirteln ab, also von dem typischen Diagramm der dikotylen Blüten. Seine Behauptung, dass die Blüten dieser Familie obdiplostemmon seien, fand ich bei den hier besprochenen Arten nicht bestätigt, wodurch diese Ableitung noch vereinfacht wird.

Kelch und Krone sind mit Ausnahme von Oligomeris, Ochradenus und Holopetalum immer gleichzählig. Sie alternieren mit einander; das mediane Kelchblatt steht hinten. Die Kreise der Blütenhülle sind fünfzählig bei der Untergattung der Leucoreseda; sechszählig, seltener fünf- bis siebenzählig bei den Untergattungen Resedastrum und Glaucoreseda; ebenso bei Astrocarpus und Caylusea; achtzählig sind sie bei Randonia. Die Staubgefässe fanden wir bei den Arten mit nur wenigen in gleicher Höhe inseriert, während bei Reseda lutea und odorata zwei Kreise vorhanden waren, mit Dedoublement im äusseren oder in beiden Kreisen. Ganz abweichend davon ist Reseda luteola mit vier Phalangien, welche epipetal stehen, also dem inneren Staubblattkreis entsprechen. Der Karpellkreis ist fünf- bis zweizählig und die Zahl selbst innerhalb der Arten nicht immer konstant.

Literatur-Verzeichnis.

Baillon, Histoire des plantes. 1872. III. Band, S. 293 ff.

Bonnier, G., Les Nectaires. Annales sc. nat. 1879. 6. Sér., T. VIII.

Buchenau, Beiträge zur Morphol. von Reseda. Bot. Zeitung S. 384. 1853.

Chatin, A., Organogénie comparée de l'androcée. Comptes rendus des séances de l'acad. T. 78. 1874.

Colomb, G., Recherches sur les stipules. Annales des sciences naturelles 7. Ser. (T. VI, S. 5. Bot. 1887), zitiert aus Bulletin de la Société bot. de France T. 35. 1888. S. 32. Bd. 2.

Cosson, Genera duo nova algeriensia. Annal. sc. nat. 1864. V. Sér., Vol. I. S. 275.

Dodel, A., Der Übergang des Dikotyledonen-Stengels in die Pfahlwurzel. Pringsh. Jahrb., VIII. Bd., S. 170.

Döll, G. Chr., Flora des Grossherz. Baden. 1859. S. 1254 f.

Eichler, Blütendiagramme. II. S. 213 ff. 1878.

Eriksson, Über das Urmeristem der Dikotylenwurzel. Pringsh. Jahrb. S. 380, Bd. XI. 1878.

Glück, H., Die Stipulargebilde der Monocotyledonen, aus: Verhandlungen des nat. hist.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. VII. Bd., 1. H.

Göbel, I. Bot. Ztg. 1882. Beitr. zur Morph. und Physiol. des Blattes.

— II. Organographie der Pflanzen. Jena 1898.

Guignard, L., Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tegument séminal. Journal de Botanique. VII. 1893.

Hanstein, Die Entw. des Keims der Monok. und Dikotylen. Bot. Abhandlg. Bonn 1872.

Hellwig, Resedaceae in Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Bd., 2. Abt., S. 237 ff. 1891.

Herbst, A., Beiträge zur Kenntnis der Markstrahlen dikotyler Kräuter und Stauden. Bot. Zentralbl. 1894, S. 323.

Holfert, J., Die Nährschicht der Samenschalen. Flora 1890, pag. 279.

Holle, H. G., Über den Vegetationspunkt der Angiosp.-Wurzeln, insb. die Haubenbildung. Botan. Ztg. 1876, S. 241 ff.

Janczewski, E., de, I. Recherches sur l'accroissement terminal des racines dans les Phanérogames. S. 162 ff.

— II. Recherches sur le développement des radicelles dans les Phanérogames. S. 208 ff. Annales de sc. nat., V. Sér. T. XX. 1874.

Lemaire, A., Recherches sur l'origine et le développement des racines laterales chez les Dicotyledones. Annales sc. nat. Bot. 7, Sér. 1886 T. III.

Lubbock, Sir J., A contribution to our Knowledge of Seedlings. London 1892.
Marloth, R., Über mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von aussen, in Englers Bot. Jahresber. Bd. IV. 1883, Heft 3.
Moore, M., On epidermal chlorophyll. Journal of Botany S. 358 ff., Vol. 25. 1887.
Müller, J., Monographie de la famille des Résédacées. Zürich 1857.
Payer, Organogénie comparée de la fleur. (1854.) 1857.
Röper, J., Die Stellung der Frucht ist von der Stellung des vorhergehenden Organen-Kreises der Blume abhängig. Bot. Ztg. 1846, S. 243.
Schmitz, F., Die Familiendiagramme der Rhoeadinen. Abhd. d. naturforsch. Gesellschaft zu Halle. 1878.
Schwendener, S., Über das Scheitelwachstum der Phanerogamenwurzeln. Sitzungs-Berichte d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin. I. 1882. S. 183.
St. Hilaire, A. de, I. I. Mémoire sur la structure et les anomalies de la fleur des Résédacées.
— II. Deuxième mém. sur les Résédacées. Montpellier 1837.
Solereder, H., I. Über den system. Wert der Holzstruktur. Diss. München 1885.
— II. Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1889.
Strandmark, J., Bitrag till kännedomen an fröskalets bygnad. Dissertation. Lund 1874.
Strasburger, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1900.
Van Tieghem und Douliot, Sur les plantes, qui forment leurs radicelles sans poche. Bulletin de la soc. bot. de France. T. 35. 1888. S. 278.
Vesque, J., De l'anatomie des Tissus. Nouv. Arch. du musée d'Hist. nat. II. Serie T. V. 1883. S. 311.
Volkens, G., Die Flora der ägypt.-arab. Wüste. Berlin 1887.
Warnstorf, Blütenbiol. Beobachtungen. Verhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg. 1896.
Wydler, F., I. Fragmente zur Kenntnis der Verstäubungsfolge der Antheren. S. 242. Flora 1851.
— II. Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. S. 294. Flora 1859.

Über die Atmung ein- und mehrjähriger Blätter im Sommer und im Winter

von

Georg Schmidt.

Bei der Abhängigkeit des gesamten Stoffwechsels von äusseren Verhältnissen ist es natürlich, dass auch die Atmung Veränderungen unterworfen ist.

Verschiedene dieser Einflüsse sind bereits bekannt: wie die des Temperaturwechsels, der Beleuchtung, des partiären Sauerstoffdruckes, sowie auch von Verletzungen.

Insofern diese Einflüsse im Wechsel der Jahreszeiten zum Ausdruck kommen, wird man sich auch eine Vorstellung machen können, inwiefern die Atmung in Verbindung mit diesen Ursachen bei Pflanzen, deren Blätter mehrere Vegetationsperioden überdauern, sich ändern muss.

Hierbei darf indes nicht übersehen werden, dass natürlich auch neben den äusseren Bedingungen der Wechsel von Perioden der Ruhe und der lebhafteren Vegetationstätigkeit sowie das Lebensalter in Frage kommen und dass die Atmungsintensität und der -Quotient in irgend einer bestimmten Jahreszeit demgemäss von diesen inneren und äusseren Faktoren abhängig ist.

Die Veränderung der Atmungsintensität von Blättern immergrüner Pflanzen sowie einiger Zweige während ihrer mehrere Vegetationsperioden durchdauernden Erhaltung an der Pflanze zu verfolgen, ist der Gegenstand vorliegender Untersuchungen.

Von Beobachtungen, die auf diesen Gegenstand Bezug haben, sind besonders die von Bonnier et Mangin[1] zu nennen.

Diese Beobachtungen wurden von B.-M. gelegentlich der Untersuchungen gemacht, bei denen es ihnen besonders auf das

[1] Annales des scienc. nat. Bot. 1884 6. Sér., T. 19, p. 255 und 1885 7. Sér., T. 2, p. 363 und 364.

Verhalten der Atmung während der Entwicklung vom Auskeimen ab ankam, wohingegen ich mich darauf beschränkte, die Atmungstätigkeit an bereits vollständig entwickelten ein- und mehrjährigen immergrünen Pflanzenteilen zu verfolgen, um ein Bild vom Steigen und Fallen derselben von der definitiven Ausbildung bis zum Abfallen der Blätter von der Pflanze zu gewinnen.

Die Untersuchungen wurden mit solchen Pflanzen angestellt, welche die Blätter möglichst lange behalten. Mit Ausnahme von Dammara und Rhododendron, bei denen bis auf dreijähriges Material zurückgegriffen werden konnte, stand mir keine Pflanze zur Verfügung, bei der eine genügende Menge dreijähriger Blätter vorhanden war, da die grosse Mehrzahl der immergrünen Pflanzen die meisten Blätter nach der zweiten Vegetationsperiode verliert und nur vereinzelte noch diese überdauern, unter Umständen bis zu fünf und mehr Jahren.

Methode und Apparat.

Zu jedem Hauptversuche wurde frisches Material verwendet. Mehrmals wurde auch mit denselben Objekten gearbeitet, um sich über ihre Tätigkeit einige Zeit nach dem Lostrennen vom Stamm zu informieren. Die Aufbewahrung hierzu geschah in ähnlicher Weise, wie weiter unten angegeben; die ca. 10 Liter fassenden Deckglocken standen in guter Belichtung und es wurden der abgesperrten Luftmenge vermittelst eines mit der Öffnung nach unten aufgehängten Medizinfläschchens 50 ccm Kohlensäure beigemischt, um die Assimilation zu unterhalten.

Um die Resultate vergleichbar zu machen, wurden alle Versuche derselben Pflanze mit dem gleichen Lebendgewicht ausgeführt und tunlichst auch gleichviel Blätter genommen. Bei den blattlosen Zweigachsen von Fraxinus und Aesculus gleiches Gewicht und möglichst gleiche Länge der Zweigstücke.

Die abgetrennten Objekte wurden von etwa anhaftendem Staub und Russ durch hinreichendes Abspülen gereinigt. Auf die Wundreaktion konnte nur in beschränktem Masse Rücksicht genommen werden, da dieselbe unter Umständen. nach Richards[1], erst

[1] Richards: The respiration of wounded plants. Annals of Botany, Vol. X. No. XL. Dezemb. 1896.

nach einigen Tagen ausklingt. Um aber auch hier annähernd gleiche Verhältnisse zu schaffen, liess ich bei allen Objekten zwischen Abschneiden und Einbringen in die Versuchsgefässe eine gleich lange Zeit vergehen (2 Stunden), während welcher sie sich in feuchtem Sande unter einer mit feuchtem Fliesspapier versehenen Glasglocke befanden. Wenn auch nachgewiesenermassen die Atmung bei Verletzungen eine fieberhaft beschleunigte ist und infolgedessen die absoluten Werte immerhin beeinflusst werden mochten, so darf wohl mit Recht darauf hingewiesen werden, dass die Wundfläche gegenüber der Atmungsmasse sehr klein war. Die kleinblättrigen Objekte blieben ohnehin am Stamm (Pinus, Buxus), der allerdings dann mitatmete. Es wurden auch hierbei neben gleichem Gewicht die gleiche Anzahl Zweige genommen; wenigstens bei den zusammengehörenden Versuchen, in der Annahme, dass das Verhältnis der Blätter resp. Nadeln zu den Zweigen desselben Jahrgangs annähernd gleich ist. Es wurden nur Objekte gewählt, bei denen in dieser Beziehung keine die Vergleichbarkeit störenden Unterschiede zu beobachten waren. Da überdies die Fehler immer dieselben blieben, so konnte man sie als unveränderliche Konstante mit in den Kauf nehmen.

Die Versuchspflanzen stammten von Gymnospermen und Angiospermen, bei den letzteren speziell von Dicotyledonen.

Der zur Aufnahme der Objekte und zum Sammeln der Atmungsgase verwendete Apparat war nach Angaben Pfeffers folgendermassen zusammengesetzt.

Ein grosser ca. 25 Liter Wasser fassender Glashafen enthielt Wasser, dessen durch Verdunsten entstandene Verluste aus einem zur gleichen Temperatur (25° C) erwärmten Vorrat stets bis zu demselben Niveau ergänzt wurden. Wasser ist ja bekanntlich viel besser geeignet, Temperaturschwankungen zu vermeiden, als Luft. Indessen waren solche Schwankungen trotz der vorzüglichen Selbstregulierung des Wärmezimmers hin und wieder zu bemerken, betrugen jedoch nur bis zu 1 Grad. In dieses Wasser wurden die zur eigentlichen Aufnahme der Objekte bestimmten Gefässe derart eingesenkt, dass die Verschlüsse davon überspült wurden. Die Gefässe waren so gross gewählt

(1500 ccm)[1], dass sowohl ein schädliches Anhäufen von CO_2 (Kohlensäure) wie auch ein Mangel an O (Sauerstoff) vermieden wurde[2]. Ein zu jedem Versuch sorgfältig ausgekochtes[3] Leinentuch sorgte für den nötigen Feuchtigkeitsgehalt der Luft: die Blätter waren auch nach den Versuchen in bester Verfassung, soweit man dies nach ihrem Äusseren zu beurteilen vermochte. Nach dem Einbringen der Objekte wurden die Gefässe mit schwarzem Tuche umbunden, um so einen Verbrauch von CO^2

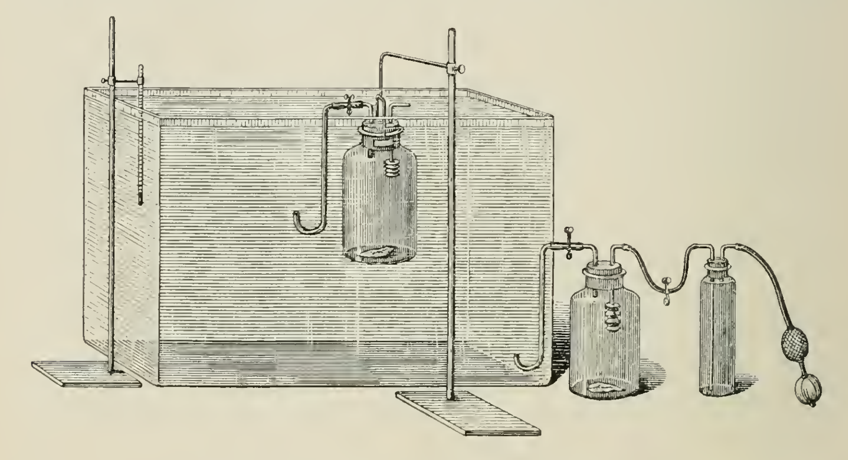


Abb. 1. Apparat zum Sammeln der Atmungsgase.

durch Assimilation zu verhindern. Der die Behälter luftdicht verschliessende Gummistopfen war zweimal durchbohrt. Durch die eine Öffnung ragte ein gewöhnliches Glasrohr (ca. 3 mm lumen), welches an dem im Gefäss befindlichen Ende einen Faltenballon aus Kautschuk trug. Um ein Durchdringen der Luft sowohl von aussen wie von innen zu vermeiden, war Wasserabschluss vorhanden. Durch die andere Bohrung führte ein englumiges Barometerrohr von innen nach aussen, das, dicht unterhalb des inneren Bohrloches des Stopfens beginnend, ausserhalb des Gefässes mit einem Gelenk

[1] Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften: Chemische Untersuch. über die Vegetation No. 15, S. 57 v. Théod. de Saussure 1804: Objektvolum. 20 ccm, Atmungsraum 991 ccm, Versuchsdauer 24 Stunden.

[2] Pfeffer, Physiologie, II. Aufl. Bd. 1, S. 575; Saussure (Mém. de la soc. phis. de Génève 1833. T. 6, p. 552); Stich, Flora, 1891 S. 11.

[3] Zur Vermeidung von Schimmel etc.

aus sehr starkwandigem Gummi (verschlossen durch Quetschhahn) versehen war; zudem befand sich im Knie des am äusseren Ende aufgebogenen Rohres ein Quecksilberverschluss. Ein enges Rohr wurde deshalb gewählt, weil die zu entnehmenden Luftproben, entsprechend der Ausdehnungsfähigkeit des Faltenballons, relativ klein waren. Da ich nun, um Versuchsfehler zu vermeiden, vor Entnahme der Proben ein Quantum der Versuchsluft durch das Rohr hindurchgehen lassen musste, so wäre von dieser bei einem weitlumigen Rohre zu viel verbraucht worden.

So ausgerüstet verblieben die Gefässe während der Versuchszeit, die mit wenigen Ausnahmen fünf Stunden betrug, in dem Wasser von 25° C Temperatur. Nach dieser Zeit wurde die ersterwähnte Glasröhre mit einem Gebläse verbunden, welches den in dem Atmungsgefässe befindlichen Faltenballon anstatt mit Luft mit Wasser zu füllen gestattete. Beim Nachlassen des Druckes ging der Ballon in seine frühere Stellung zurück, wobei das Wasser zum grössten Teile wieder heraustrat. Dadurch nun, dass dieses Füllen und Entleeren wiederholt wurde (ca. 20 mal), konnte eine völlige Mischung der Luft in dem Versuchsgefässe erzielt werden. Zuletzt wurde der Ballon durch einen Quetschhahn gesperrt, beharrte somit in seiner grössten Ausdehnung, verdrängte also ein entsprechendes Luftvolumen und verursachte hierdurch in dem abgeschlossenen Raume eine Luftkompression.

Die Luftproben wurden sodann in mit Quecksilber gefüllte Gläschen, sogenannte Glühröhrchen, unter Quecksilber durch Öffnen des (Barometer-)Rohres hineingeleitet, doch so, dass die Versuchsluft gegen die Aussenluft immer durch Quecksilber abgeschnitten blieb. Nachdem die Luft abgekühlt war, wurde sie untersucht, jede Probe zweimal.

Die Untersuchungen wurden ausgeführt mit dem Apparate Bonnier-Mangin [1], der gestattete, neben der produzierten CO_2 zugleich den absorbierten O zu messen, welch letzteres bei dem sonst sehr exakt arbeitenden Apparate von Pfeffer-Pettenkofer, den ich zu Vorversuchen benutzte, nicht der Fall ist. Die Analyse beruhte darauf, dass Kaliumhydroxyd, KOH, Kohlensäure und eine alkalische Lösung von Pyrogallol, $C_6H_3(OH)_3$ Sauerstoff absorbieren.

---

[1] Annal. d. Scienc. nat. 1884. 6. Sér. Bot. T. 18, p. 294.

Es dürfte nicht unangebracht sein, der Handhabung des Apparates einige Worte zu widmen, zumal genauere Angaben über die Stärke der anzuwendenden Lösungen, sowie der Reinigung des Apparates weder bei B.-M. noch bei Richards zu finden sind. Die Beschreibung des Apparates selbst sei hier durch eine Zeichnung ersetzt.

Es ist mir zunächst aufgefallen und machte sich auch gleich bei den Analysen, die ich ausführte, um ein für allemal den O-Gehalt der Luft für meine Untersuchungen festzulegen, ferner bei den zu meiner Übung durch Hinzufügen beliebiger Mengen CO_2 hergestellten Luftgemischen recht unliebsam bemerkbar, dass die

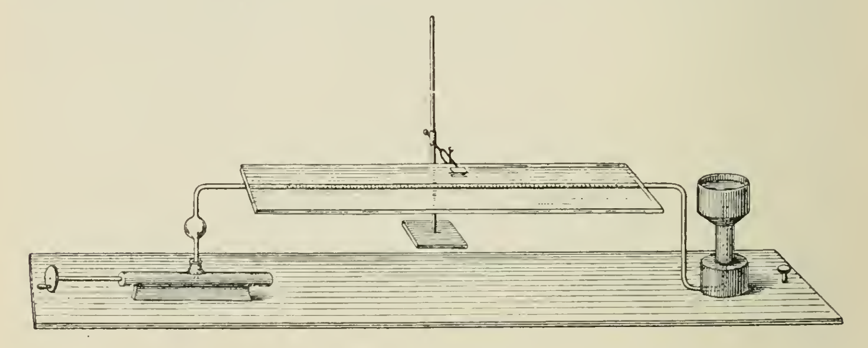


Abb. 2. Apparat Bonnier-Mangin, zum Analisieren der Atmungsgase.

dem Analysenrohre adhaerierende Feuchtigkeit leicht Unterbrechungen der Luft- und der Quecksilbersäule sowie andere Störungen verursachte. Mindestens die Luftsäule musste einheitlich und intakt sein. In einer 2% Chlornatriumlösung fand ich eine Flüssigkeit, welche diesen Übelstand gänzlich beseitigte. Dieselbe schloss gleichzeitig das eingesogene Luftvolumen nach beiden Seiten hin vom Quecksilber ab, was wegen der verschiedenen Oberflächenspannung des Quecksilbers und einer wässrigen Flüssigkeit von Wichtigkeit war. So wurde eben die Luftsäule von vornherein durch wässrige Flüssigkeit abgegrenzt abgelesen.

Nachdem ich die Länge der eingesogenen Luftsäule mit Hilfe der Graduierung bestimmt hatte (um immer denselben Sehwinkel zu haben, benutzte ich eine genau senkrecht fixierte, nicht allzu enge, ca. 10 cm lange Glasröhre, die ich auf einem Glaslineal beliebig hin- und herschieben konnte), führte ich eine 15% Kalium-

hydroxyd(KOH)lösung ein, zog Luft und Lösung in den zu einer Kugel erweiterten Teil des Rohres und mischte dort beides miteinander. Hierauf las ich die Luftsäule wieder ab und stellte fest, um wieviel sie abgenommen hatte: Differenz = produzierte CO_2. Ebenso geschah es mit der 10 % Pyrogallollösung: Differenz = noch vorhandener O.

Die Reinigung des Rohres geschah folgendermassen. Zuerst wurden Gas und Absorptionslösungen durch Drehen an der Kurbel des Apparates entfernt, dann eine 10 % HCl-Mischung eingesogen und alle von den vorigen Flüssigkeiten benetzten Teile tüchtig damit abgewaschen. Hierauf fügte ich Lakmustinktur hinzu, um zu sehen, ob alles Alkali entfernt war und spülte schliesslich mit reinem Wasser nach.

Es erübrigt nun noch, zu erwähnen, dass ich bei den mannigfachen von mir sowohl mit dem Apparate von B.-M. als auch mit dem von Hempel vorgenommenen Luftanalysen den Sauerstoffgehalt der Luft auf 20.84 vol. % feststellte[1]. Die Differenz zweier Analysen derselben Luftprobe betrug sowohl bei der CO_2 wie beim O bis zu 0,2 %.

Bevor ich zur Besprechung der Resultate meiner Arbeit eingehe, möchte ich nicht unterlassen, auf den Winter 1898/99 hinzuweisen, der nur verhältnismässig wenige Kälteperioden aufwies, deren jede einzelne den Zeitraum einer Woche kaum erreichte, während welcher die äusserste Temperaturrerniedrigung bis — 12° C. betrug.

Die Resultate werde ich in der Weise behandeln, dass ich bei jeder der untersuchten Pflanzen folgende drei Gesichtspunkte auseinanderhalte:

1) Atmung während der Zeit der Vegetationstätigkeit (Sommer) und der Vegetationsruhe (Winter). N.B. bei gleichen Aussenbedingungen der Versuche!
2) Atmung einjähriger und mehrjähriger Blätter.
3) Vergleich der Atmungswerte verschiedener Jahrgänge der Blätter im Sommer und im Winter. (Kurve.)

Da, wie am Eingang dieser Arbeit bemerkt, die Untersuchungen nur an bereits entwickelten Blättern vorgenommen wurden, so kamen für die Zeit der Vegetationstätigkeit die Monate vor Juni nicht in

[1] Bunsen, Gasometr. Methoden 1877. 2. Aufl. p. 94.

Betracht. Erst zu dieser Zeit hatte ein Teil der fast durchwegs lederartige Konsistenz aufweisenden Objekte ihr charakteristisches Aussehen und Gepräge erlangt, während sie vorher noch weich, zum Teil klebend waren und nicht so intensiv glänzten. Es gehörten hierher Rhododendron, Hedera, Buxus, Pinus und Ilex.

Dammara, Evonymus, Camellia, Fraxinus und Aesculus konnten aus demselben Grunde erst im Juli benutzt werden, Thuja sogar erst im August.

Die Gegenüberstellung der verschiedenen Ergebnisse habe ich in der Weise angeordnet, dass ich z. B. sämtliche Sommerproduktionswerte an CO_2, desselben Jahrgangs, addierte und dann durch die Zahl der Versuche dividierte; man hat es also hier mit Durchschnittszahlen zu tun.

Die Zahlen geben, wo nichts anderes bemerkt ist, die Prozente, also für 100 ccm der eingefüllten reinen Luft an, wie viel während der Versuchszeit durch 25 gr Blätter etc. an CO_2 produziert bezw. an O konsumiert wurde.

Hierdurch mag zugleich darauf hingewiesen sein, dass zunächst also nur prozentuale Änderungen der Gefässluft gemessen sind. Die absoluten Mengen an produzierter CO_2 und absorbiertem O würden sich, wie ich an einem konkreten Fall erläutern will, nach folgender Berechnung ergeben. Die Versuchsgefässe waren stets dieselben. Beide fassten 1500 ccm Luft, wovon in Abzug zu bringen sind: 10 ccm für das Befeuchtungstuch und die entsprechenden ccm für die Pflanzenteile. Dieselben stellten sich in der Weise, dass 25 gr Blätter 30 ccm, 25 gr Zweige 25 ccm, 200 gr Kartoffeln 250 ccm und 100 gr Zwiebeln 125 ccm Wasser, mithin auch Luft, verdrängten. Beispiel: Hedera, Versuch 11 vom 9. 6. 98. $1500 - (30 + 10) = 1460$ ccm Atmungsraum. 1) Vol. % prod. CO_2 1,28. 2) Vol. % abs. O 1,48.

1) $14{,}60 \times 1{,}28 = 18{,}69$ ccm CO_2. Dieselben ergeben nach Bunsenscher Umrechnungstabelle 0,0366 gr CO_2.

2) $14{,}60 \times 1{,}48 = 21{,}61$ ccm O oder 0,0308 gr O.

Rhododendron maximum hybridum. (Vergl. Tabelle I.)

Gewicht der Objekte 25 gr, die Versuchszeit betrug 5 Stunden. Zu 25 gr waren 31 bis 39 Blätter nötig. Die Pflanzen wuchsen im Freilande, waren im Winter allerdings durch einen Bretterverschlag geschützt, wodurch es möglich war, wenigstens im Sommer hinreichendes Material zu einem Versuch über den dritten Jahrgang zu sammeln.

Die CO_2-Produktion betrug im Sommer im Mittel 1,81 vol. %, im Winter 1,26; die O-Absorption im Sommer 1,88, im Winter 1,60. Die Leistungen des dritten Jahrgangs sind dabei nicht inbegriffen, da im Winter nicht genügendes Material vorhanden war.

Was die verschiedenen Jahrgänge anbetrifft, so fand ich, dass die Organe der ersten Periode mehr CO_2 abscheiden, als die der zweiten und diese wieder mehr, als die der dritten[1]. Namentlich für die ersteren beiden war der Unterschied bedeutend, doch nur im Sommer. Es ergaben die jüngsten Blätter die Werte 2,66 CO_2 (2,67 O), die zweijährigen 1,39 (1,49), die dreijährigen 0,95 (1,03). Im Winter (Dezember) atmeten die letztjährigen und die zweijährigen gleichviel CO_2 aus, nämlich 0,82 und 0,83, neben 1,29 resp. 1,39 O-Absorption.

Nachdem endlich die Nacht vom 9. bis 10. Januar etwas kälter gewesen war (bis — 2° C.) bekam die Atmung einen kräftigen Aufschwung: der Jahrgang 98 lieferte 1,88 CO_2 und abs. 2,28 O, Jahrgang 97 1,37 CO_2 und 1,74 O. Eine am nächsten Tage (Aufbewahrung in Zimmertemperatur 18° C.) mit denselben Objekten vorgenommene Prüfung zeigte bei den älteren Blättern fast gleiche CO_2-Produktion 1,30, dagegen merkliche Abnahme der O-Absorption 1,34. Die jüngeren wiesen indes für beides erhebliche Verminderung auf (1,38 : 1,46), woraus man schliessen möchte, dass ältere Organe gegen derartige Temperatureinflüsse widerstandsfähiger sind.

Der Atmungsquotient, d. h. das Verhältnis der produzierten CO_2 zum absorbierten O betrug im Sommer bei den dreijährigen 0,92, bei den zweijährigen 0,93, bei den einjährigen 0,99. Im Winter betrug er im Dezember bei den älteren Blättern 0,63, bei den jüngeren 0,60; im Januar 0,79 und 0,82, dann 0,97 und 0,94.

---

[1] Vergl. Pfeffer, Physiologie. II. Aufl. Bd. 1, S. 529.

Tabelle I. Objekt: **Rhododendron maximum hybridum.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
Sommer													
	7. 6. 98 1	36	96	25,0	5	24[60]	52,50	0,50	10,30	0,95	1,03	0,92	Sommer sehr viel Stärke.
	7. 6. 98 2	38	97	„	„	„	52,30	0,83	9,83	1,59	1,74	0,91	
	8. 6. 98 3	39	97	„	„	24[80]	50,60	0,60	9,80	1,18	1,24	0,95	
	8 6. 98 4	39	98	„	„	„	50,60	1,35	8,95	2,66	2,67	0,99	
Winter													
	15.12.98 5	33	97	25,0	5	25	51,45	0,42	9,98	0,82	1.29	0,63	Winter keine Stärke.
	16.12.98 6	33	98	„	„	„	50,45	0,42	9,73	0,83	1,39	0,60	
—2° Kälte	10. 1.99 7	33	97	„	„	24[60]	51,00	0,70	9.60	1,37	1,74	0,79	
—2° Kälte in d. Nacht vorh.	10. 1.99 8	31	98	„	„	„	51,06	0,96	9,30	1,88	2,28	0,82	
	11. 1.99 9	dies. Obj.	97	„	„	„	50,55	0,65	9,73	1,30	1,34	0,97	
	11. 1.99 10	„	98	„	„	„	51,92	0,72	9,92	1,38	1,46	0,94	

Nach dem Gesagten lässt sich also für die Durchschnittstätigkeit der jüngsten Blätter bis zu den ältesten Folgendes aussagen: dasselbe Blattgewicht, welches im ersten Sommer 2,66 vol. % CO_2 ausgeschieden hat, produziert im darauffolgenden Winter 1,36,

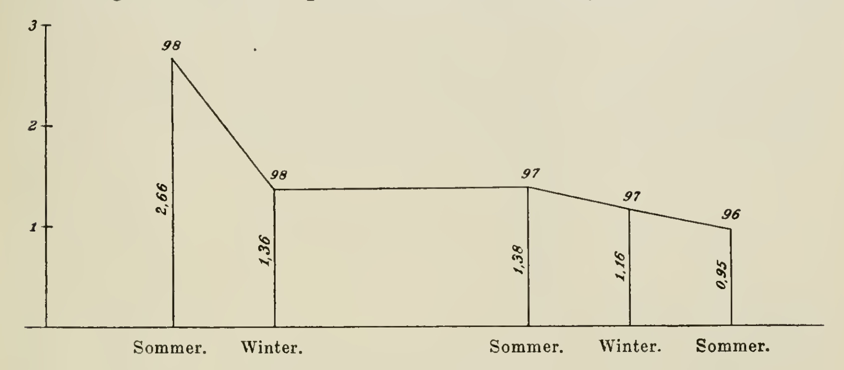


Abb. 3. Rhododendron.

im zweiten Sommer 1,38, im zweiten Winter 1,16 und schliesslich im dritten Sommer 0,95, Graphische Darstellung dieser Kurve siehe die Abb. 3. Im Sommer zeigten alle Jahrgänge sehr viel Stärke, im Winter keine[1].

Hedera Helix. (Vergl. Tabelle II.)

Gewicht der Objekte 25 gr. Versuchsdauer 5 Stunden. Um das Gewicht = 25 gr zu erreichen, waren im Juni 19 bis 24, im August 18 bis 21 Blätter nötig. Die Pflanzen wuchsen im Freilande. Da die Blätter des vorhergehenden Jahres bereits im Herbst des folgenden abgeworfen werden, so konnte ich im Winter leider nicht zwei Jahrgänge untersuchen, doch gewann ich durch Benutzung der um Johannis nachgewachsenen Blätter immerhin verschieden altes Material, von dem ich allerdings 57 bis 60 Stück gebrauchte, um das Gewicht von 25 gr zu erzielen, gegen 20 Stück der älteren. Neben der Kleinheit zeichneten sich die im Sommer nachgewachsenen Blätter aber noch dadurch aus, dass sie sich rot bis rotbraun gefärbt hatten und zwar erst, nachdem einige Kälte eingesetzt hatte (höchstens bis — 3 ° C.).

Der Durchschnitt der CO_2-Produktion betrug im Sommer 1,39,

---

[1] Stärkeprüfung nach Sachs.

Tabelle II. Objekt: **Hedera Helix.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. durch KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
Sommer													
	9. 6. 98 11	23	97	25,0	5	24^{80}	50,75	0,65	9,70	1,28	1,48	0,87	
	9. 6. 98 12	24	98	"	"	"	51,10	1,40	9,10	2,74	2,53	1,08	
	20. 6. 98 13	21	97	"	"	25	51,15	0,55	9,90	1,07	1,28	0,84	Abfall
	20. 6. 98 14	19	98	"	"	"	51,70	1,00	9,65	1,93	1,81	1,06	
	8. 8 98 15	18	97	"	"	"	51,80	0,40	10,30	0,77	0,80	0,96	Abfall
	8. 8. 98 16	20	98	"	"	"	51,15	0,75	9,90	1,46	1,20	1,21	
	9. 8. 98 17	19	97	"	"	25^{20}	51,80	0,35	10,35	0,67	0,73	0,92	
	9. 8. 98 18	20	98	"	"	"	52,05	0,75	9,95	1,45	1,44	1,00	
	11. 8. 98 19	21	97	"	"	25	52,20	0,45	10,35	0,86	0,84	1,02	
Im Sommer	11. 8. 98 20	21	98	"	"	"	51,50	0,85	9,85	1,65	1,40	1,20	
reichlich	17. 8. 98 21	dies.Obj.w.15	97	"	"	25^{20}	51,80	0,35	10,30	0,67	0,83	0,80	gleichbleibd.
Stärke	17. 8. 98 22	dto. 16	98	"	"	"	51,80	0,60	10,10	1,16	1,12	1,04	abfallend nach länger. Pause
Winter													
bis 2° C Kälte	13. 1. 99 23	20	98	25,0	5	24^{80}	51,50	1,10	9,50	2,13	2,00	1,06	norm. geblieb.
dto.	13. 1. 99 24	60	98 Johannestr.	"	"	"	50,70	1,70	8,60	3,35	3,29	1,02	rotgefärbte
dto.	14. 1. 99 25	—	98	"	"	"	51,00	0,95	9,55	1,86	1,76	1,05	normal
dto.	14. 1. 99 26	—	98 Johannestr.	"	"	"	49,80	1,00	9,00	2,01	2,00	1,00	rotgefärbte
	18. 1. 99 27	20	98	"	"	24^{80}	50,65	1,05	9,25	2,07	2,19	0,94	normal
	18. 1. 99 28	57	98 Johannestr.	"	"	"	50,70	1,45	8,75	2,86	3,08	0,93	rotgefärbte
Im Winter	18. 1. 99 29	—	98	"	"	25	51,10	0,75	9,75	1,47	1,52	0,96	normal
keine Stärke	18 1. 99 30	—	98 Johannestr.	"	"	"	50,90	1,05	9,25	2,06	2,29	0,90	rotgefärbte

im Winter 2,22. Die O-Absorption im Sommer 1,35, im Winter 2,27. Ich werde unten auf dieses sonderbare Faktum zurückkommen.

Auch hier liess sich zwischen den jüngeren und älteren Blättern ein recht bedeutender Unterschied erkennen, indem die ersteren bei jedem Versuch doppelt soviel CO_2 abgaben, wie die letzteren. Im Winter war die Differenz nicht so gross. Bemerkenswert war bei den Sommerversuchen die Wahrnehmung, dass sie, zu verschiedenen Zeiten angestellt, ziemlich abweichende Resultate lieferten. So zeigten 97er Blätter (zweijährige) Anfang Juni 1,28 CO_2 (1,48 O), 98er (ein- oder letztjährige) 2,74 CO_2 (2,53 O). Ende Juni 97er 1,07 CO_2 (1,28 O), 98er 1,93 CO_2 (1,81 O). Anfang August 97er 0,77 CO_2 (0,80 O), 98er 1,46 CO_2 (1,20 O).

Wäre die Herabstimmung der Atmung nur bei den 98er (jüngsten) Blättern aufgetreten, so hätte man zu der Annahme gelangen können, dies beruhe darauf, dass dieselben Anfang Juni sich noch in der Entwicklung befunden hätten. Da aber die älteren Blätter sich ebenso verhielten, so scheint das Nachlassen der Atmungstätigkeit seine Ursache in einer inneren Veränderung zu haben. Ein nach neun Tagen mit den am 8. August geschnittenen und unter den nötigen Kautelen aufbewahrten Blättern gemachter Versuch zeigte wie bei Rhododendron, dass die älteren Blätter noch ebenso atmeten, als am Tage der Ernte, während die jüngeren eine geringere Leistung aufwiesen, ein Zeichen, dass auch im Sommer ältere Blätter weniger empfindlich sind als jüngere.

Im Winter atmeten die Blätter, die Ende Juni (Johanni) entstanden waren, merklich stärker als die Frühjahrsblätter, um etwa die Hälfte:

Johanni	CO_2 2,57,	O. 2,66	im Mittel.
Frühjahr	„ 1,88,	„ 1,87	

Da aber letztere ihre Sommerleistung nicht nur fast erreichten, sondern an einer Stelle sogar überschritten, so wurde der Gesamtdurchschnitt im Winter grösser als im Sommer. Siehe S. 16. Die Kälte, nach deren Eintreten die Untersuchungen vorgenommen wurden, betrug nicht mehr als — 3° C und hielt vom 12. bis 17. Januar an. Auch im Winter stellte ich mit denselben Objekten verschiedene Versuche an, und zwar an zwei aufeinanderfolgenden Tagen. In jedem Falle konnte ich bei Wiederholung eine Abnahme

der Atmung feststellen. Auch hier war das Nachlassen um so grösser, je jünger die Blätter waren.

Der Atmungsquotient war nicht ganz gleichmässig, was auch schon Bonnier-Mangin[1], angegeben haben. Er betrug für zweijährige Blätter im Juni 0,85, im August 0,97; für einjährige im Juni 1,07, im August 1,14. Im Winter war er bei normalen wie gefärbten Blättern annähernd gleich: normale = 1,00, gefärbte = 0,96, letztere verbrauchten also etwas mehr O.

Die graphische Darstellung (Abb. 4) der Durchschnittstätigkeit gibt nach Obigem ein abweichendes Bild, weil sie für die jüngsten

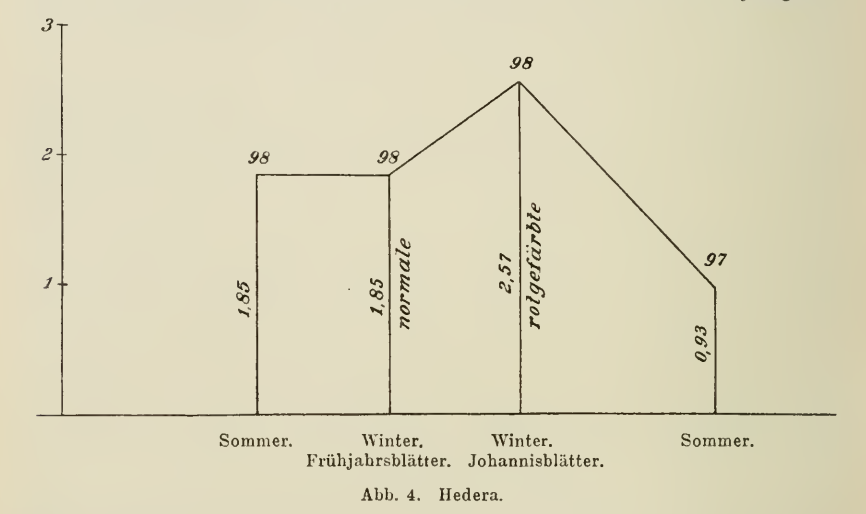


Abb. 4. Hedera.

Blätter Sommer und Winter dieselben CO_2-Werte anzeigt, nämlich 1,85, die roten sogar 2,57. Die älteren kamen jedoch selbst im Sommer nur auf die Hälfte des Wertes der jüngeren: 0,93. Stärke konnte im Sommer reichlich nachgewiesen werden, im Winter nicht.

Buxus sempervirens. (Vergl. Tabelle III.)

Zur Untersuchung kamen 25 g Blättchen, doch wurden dieselben an den Ästchen gelassen, da wegen der Kleinheit der Atmungsfläche die Wundreaktion der zahlreichen Blattstielchen das Resultat wohl beeinflusst haben würde. Die Versuchsdauer betrug 5 Stunden. Zwei Jahrgänge. Die Objekte entstammten älteren, normal

[1] Ann. des scienc. nat. 1885. Sér. Bot. 7, T. 2, pag. 363.

Tabelle III. Objekt: **Buxus sempervirens.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
Sommer													
	11. 6. 98 31	mit Stiel	97	25,0	5	25	50,80	0,40	10,10	0,78	0,80	0,98	Stärke
	11. 6. 98 32	dto.	98	,,	,,	,,	50,80	1,50	8,90	2,95	2,79	1,05	dto.
	21. 6. 98 33	dto.	97	,,	,,	,,	51,20	0,42	10,20	0,82	0,85	0,96	
	21. 6. 98 34	dto.	98	,,	,,	,,	51,00	1,45	8,96	2,84	2,76	1,03	
Winter													
	7. 1. 99 35	mit Stiel	97	25,0	5	24,80	51,00	0,36	10,20	0,71	0,70	1,00	keine Stärke
	7. 1. 99 36	dto.	97	,,	,,	,,	50,50	0,85	9,55	1,68	1,61	1,04	,,

entwickelten Freilandpflanzen. Die Produktion an CO_2 war im Mittel im Sommer 1,85, im Winter 1,19. Die Absorption von O im Sommer 1,80, im Winter 1,16. Bei den Anfang und Ende Juni angestellten Versuchen zeigte sich, dass die Blätter des laufenden Jahres rund viermal soviel CO_2 ausscheiden (2,89) wie die des vorhergehenden (0,80). O-Absorption ist ebenfalls bei den letztjährigen grösser (2,78) als bei den älteren (0,82), jedoch nicht in demselben Masse wie bei der CO_2. Zwischen den am Anfang und Ende des Monats gemachten Proben war in den Leistungen kein Unterschied. Im Winter atmeten die jüngeren Blätter auch stärker

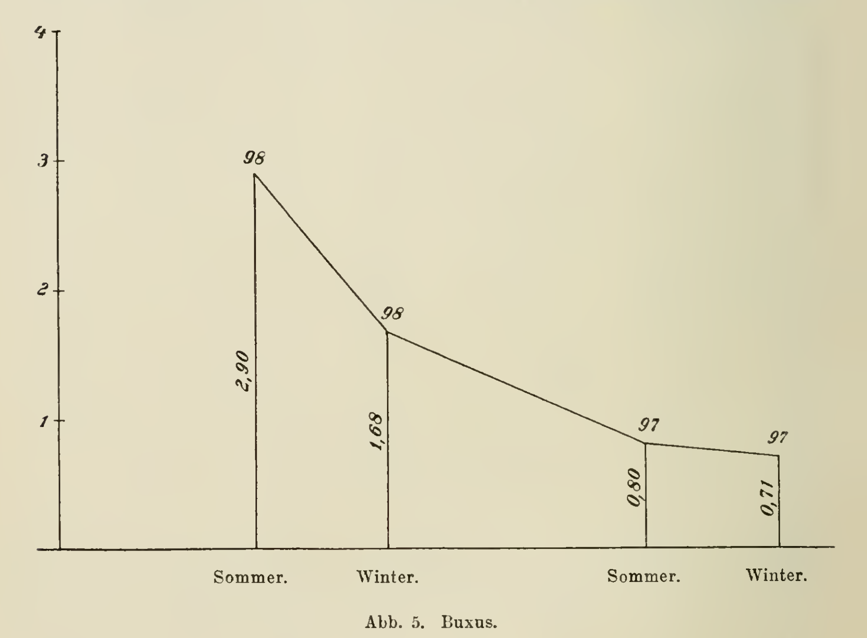


Abb. 5. Buxus.

als die älteren. Letzterer Tätigkeit ist derselben des Sommers fast gleich, etwas kleiner: 0,71 CO_2, 0,70 O, während die ersteren nur halb soviel CO_2 produzierten und O absorbierten: 1,68 : 1,61. Dieser durch keine Kältereaktion gestörte Verlauf ist jedenfalls normal zu nennen.

Der Quotient stellte sich für alle Versuche ziemlich konstant; er war bei alten Organen 0,98, 0,96, 1,00, bei den neuen 1,05, 1,03, 1,04.

Nach diesen Ausführungen bietet auch der Verlauf der Kurve (vergl. Abb. 5) keine Besonderheiten dar. Im Sommer reichlich, im Winter keine Stärke.

Picea excelsa Lmk. (Vergl. Tabelle IV.)

Ich komme jetzt zu einer Versuchsreihe, die dadurch grösseres Interesse erwecken dürfte, dass sie vergleichsweise mit Material ausgeführt wurde, das, zwar derselben Pflanzenart angehörend, doch Exemplaren von verschiedenen Standorten entnommen wurde. Der eine Baum wuchs im botanischen Garten, der, wenn auch ausserhalb der Stadt gelegen, bei ungünstiger Windrichtung, in diesem Falle aus Westen und Nordwesten, die schlechte Luft eines industriereichen Ortes über sich ergehen lassen muss. Zumal im Herbst und Winter, wann wochen- und monatelang über solchen Plätzen tiefhängende Wolkenschichten dahinziehen, lagert sich bei der vorhandenen Feuchtigkeit eine derartige schwarze Schicht auch auf die Pflanzen, dass deren Grundfarbe kaum noch zu erkennen ist. Ich habe mit einem 3 Jahre alten 7,5 cm langen Fichtenstämmchen durch genaue Wägungen festgestellt, dass allein auf den Nadeln 13,4 % oder über den 7. Teil des Eigengewichts Schmutz und Russ sich befanden. Da nun aber solche vollständig benadelten Zweige in diesem Alter nur ganz sporadisch an den Bäumen zu finden sind, so ist es erklärlich, wie ich vorausschicken will, dass letztere in ihrem Gedeihen durch diese atmosphärischen Einflüsse nicht allzusehr behindert werden, zumal wenn Bodenverhältnisse und Belichtung sonst normale sind. Regengüsse sorgen schliesslich auch dafür, dass die für die Pflanzen wichtigeren ein- und zweijährigen Triebe von derartigen Unreinlichkeiten wieder befreit werden. Der andere Baum stand im Universitätsforst Oberholz, ca. 15 km von Leipzig, befand sich also in günstigeren Verhältnissen.

In jedem Versuche atmeten 25 g Material, welches stets denselben Bäumen entnommen wurde. Merkwürdigerweise war, um dieses Gewicht zu erreichen, für beide Jahrgänge bei den Objekten aus dem botanischen Garten eine geringere Anzahl Zweiglein nötig als bei denen aus dem Walde. Auch brauchte ich zumeist weniger von den älteren als von den jüngeren, sowohl im Sommer als im

Tabelle IV. Objekt: **Picea excelsa Lmk.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuch	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O. i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
Sommer													
Botanischer Garten	12. 6. 98 37	29 Stämmch.	97	25,0	5	25^{40}	51,35	0,95	9,50	1,85	2,00	0,93	
	12. 6. 98 38	21 „	98	„	„	„	51,55	1,45	9,00	2,81	2,88	0,97	
	23. 7. 98 39	25 „	97	„	„	24^{80}	51,55	0,65	9,90	1,26	1,39	0,90	
	23. 7. 98 40	29 „	98	„	„	„	51,60	1,00	9,60	1,94	1,87	1,03	
	26. 7. 98 41	dies.Obj.w.39	97	„	„	25^{50}	51,85	0,65	10,00	1,25	1,31	0,97	gleichbleibend
	26. 7. 98 42	dies.Obj.w.40	98	„	„	„	51,50	0,75	9,82	1,46	1,43	1,02	abfallend
Wald	14. 6. 98 43	45 Stämmch.	97	25,0	5	24^{80}	50,32	0.80	9,52	1,59	1,62	0,98	
	14. 6. 98 44	32 „	98	„	„	„	50,60	1,10	9,20	2,17	2,26	0,96	berechnet auf 5 Stunden
	21. 7. 98 45	50 „	97	„	4	25^{40}	51,70	0,50	10,15	1,21	1,27	0,95	
	21. 7. 98 46	52 „	98	„	5	„	51,56	0,76	9,80	1,47	1,55	0,94	
Im Sommer reichl. Stärke	22. 7. 98 47	48 „	97	„	„	25	51,40	0,80	9,70	1,56	1,67	0,93	
	22. 7. 98 48	49 „	98	„	„	„	51,15	0,95	9,50	1,86	1,92	0,96	
Winter													
Botanischer Garten	20. 1. 99 49	17 Stämmch.	97	25,0	5	25	50,65	0,75	9,60	1,48	1,61	0,92	
	20. 1. 99 50	22 „	98	„	„	„	51,20	0,80	9,70	1,56	1,60	0,97	
	21. 1. 99 51	18 „	96	„	„	„	50,55	0,65	9,75	1,28	1,30	0,98	
	21. 1. 99 52	25 „	98	„	„	„	51,35	0,75	9,80	1,46	1,48	0,98	
	26. 1. 99 53	15 „	97	„	„	24^{80}	51,44	0,34	10,10	0,66	1,08	0,61	n. 3-täg. Frost bis —5° C.
	26. 1. 99 54	20 „	98	„	„	„	50,25	0,75	9,10	1,49	2,46	0,60	
	23. 2. 99 55	23 „	97	„	„	24^{60}	49,15	0,45	9,65	0,91	1,03	0,88	nach 3-tägig. Frost.
	23. 2. 99 56	27 „	98	„	„	„	50,98	0,58	9,90	1,13	1,20	0,94	
Wald	28. 1. 99 57	20 Stämmch.	97	25,0	5	24^{80}	50,90	0,60	9,80	1,18	1,36	0,86	nach Frost —3° C.
	28. 1. 99 58	23 „	98	„	„	„	51,00	0,90	9,50	1,76	1,88	0,93	
Im Winter keine Stärke	1. 2. 99 59	22 „	97	„	„	24^{40}	50,60	0,60	9,75	1,18	1,34	0,87	bei dauernd. Frost.
	1. 2. 99 60	28 „	98	„	„	„	51,10	9.90	9,50	1,76	1.92	0,91	

Winter. Selbstverständlich blieben die Nadeln an den Zweigen. Versuchsdauer 5 Stunden. Zwei Jahrgänge.

Durchschnittsleistung im Sommer an produzierter CO_2 1,76 Vol. % (bot. G.) und 1,64 (Wald), an absorbiertem O 1,81 (bot. G.) und 1,71 (Wald), also sogar noch etwas mehr in der Nähe der Stadt als im Walde. Im Winter ändert sich das Ergebnis, wenn auch nicht beträchtlich, so doch immerhin deutlich zu Gunsten des Waldes, nämlich produziert. CO_2 1,24, absorbiert. O 1,47 (bot. G.) gegen 1,47 CO_2 und 1,63 O (Wald). Bei dem Vergleich der Jahrgänge untereinander stellen sich die Resultate im Mittel folgendermassen: im Sommer atmen die Sprosse der zweiten Vegetationsperiode im botanischen Garten und im Walde gleich stark (1,45), die der ersten Periode im botanischen Garten stärker (2,07) als im Wald (1,83). Im Winter leisten die älteren Jahrgänge beider Standorte ebenfalls annäherud dasselbe (1,08 botanischer Garten und 1,18 Wald CO_2) dagegen die jüngeren im botanischen Garten erheblich weniger: 1,41 gegen 1,76 im Walde.

Die Sommerversuche wurden im Juni und Juli angestellt und zeigen wieder insofern Differenzen, als die Atmung im Juni bei beiden Jahrgängen und bei beiden Standorten entnommenen Objekten grösser ausfiel als im Juli: botanischer Garten 97er 1,85 CO_2, 98er 2,81; Wald 97er 1,59, 98er 2,17. Juli: botanischer Garten 97er 1,26, 98er 1,94; Wald 97er 1,38, 98er 1,66 (alles im Mittel).

Ein nach drei Tagen mit denselben Objekten aus dem botanischen Garten wiederholter Versuch ergab die schon öfter festgestellte Tatsache, dass die älteren Blätter fast dieselben Atmungswerte behalten, die jüngeren dagegen sehr nachgelassen hatten. Im Winter konstatierte ich, dass nach Eintritt einer niederen Temperatur — bis — 5° C. und ca. dreitägiger Dauer — die Atmungstätigkeit, entgegen den an anderen Objekten gemachten Erfahrungen, sich nicht erhöhte, sondern verringerte. So produzierten Objekte des botanischen Gartens am 20. Januar ohne Kälte: 97er 1,48 CO_2, 98er 1,56; absorbierten O 97er 1,61, 98er 1,60. Am 26. Januar nach Kälte: 97er 0,66, 98er 1,49 CO_2. Im Verhältnis zu letzteren Werten war der O-Konsum sehr gross: 97er 1,08, 98er 2,46, sodass, wie ich vorgreifend bemerken will, sich ein ungewöhnlich niedriger Quotient ergab: 97er und 98er 0,61.

Von den Nadeln im Walde, die nur nach Eintritt der Kälte

untersucht wurden, produzierten 97er 1,18 CO_2, also auch weniger wie im Juni, 98er 1,76, also nur 0,10 mehr wie im Juni.

Der Quotient ergab von allen Sommerversuchen das Mittel 0,96, im Winter 0,87.

Aus der Kurve (vergl. Abb. 6) ist folgendes ersichtlich: Die CO_2-Produktion ist am grössten für die jüngsten Blätter im Sommer

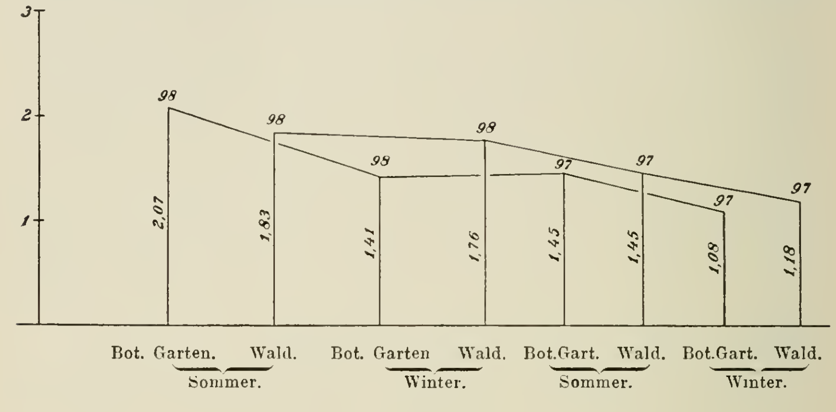


Abb. 6. Picea.

(2,07), geht herunter im Winter auf 1,41, bleibt beinahe in dieser Höhe im nächsten Sommer (1,45) und fällt schliesslich im zweiten Winter auf 1,08 (botanischer Garten).

Für die Objekte aus dem Walde sind die Zahlen: im ersten Sommer 1,83, im ersten Winter 1,76, im zweiten Sommer 1,45, im zweiten Winter 1,18. Das Resultat ist also ein stufenweiser Abfall der Atmungsgrösse. Stärke war im Sommer reichlich, im Winter nicht vorhanden.

Ilex aquifolium. (Vergl. Tabelle V.)

Bei diesem Versuch betrug das Gewicht der benutzten Blätter nur 12,5 gr, da wegen der Form derselben nur soviel im Gefäss untergebracht werden konnten, ohne dass sie sich gegenseitig beeinträchtigten.

Zu diesem Gewicht waren 16 bis 19 Blätter nötig, die stets derselben Pflanze entnommen wurden. Versuchsdauer 5 Stunden. Zwei Jahrgänge.

Tabelle V. Objekt: **Ilex aquifolium.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
Sommer													
	16. 6. 98 61	19	97	12,5	5	24^{60}	41,50	0,20	8,27	0,48	0,81	0,61	
	16. 6. 98 62	18	98	"	"	"	50,70	0,30	10,03	0,59	0,94	0,62	
	18. 6. 98 63	17	97	"	"	24^{80}	51,12	0,27	10,15	0,53	0,88	0,60	
	18. 6. 98 64	17	98	"	"	"	52,44	0,39	10,25	0,74	1,15	0,64	
Winter													
	15. 1. 99 65	16	97	12,5	5	24^{80}	50,50	0,45	10,05	0,89	0,77	1,15	Einige Tage vorher Frost bis —2° C.
	15. 1. 99 66	18	98	"	"	"	51,00	0,60	10,00	1,18	1,00	1,18	
	17. 1. 99 67	18	97	"	"	"	51,20	0,35	10,30	0,68	0,59	1,15	
Im Sommer Stärke, im Winter nicht	17. 1. 99 68	17	98	"	"	"	50,90	0,60	9,95	1,18	1,06	1,11	

Die Produktion an CO_2 war im Sommer im Mittel 0,59, Absorption von O 0,94; im Winter 0,99 CO_2 und 0,85 O. Hier also ist wieder im Winter eine Mehrleistung zu verzeichnen. Ferner ist zu beachten, dass im Sommer der O-Konsum grösser, im Winter kleiner war wie die CO_2-Produktion. Die Temperatur zur Zeit der Winterversuche hatte sich nur auf — 2° C. erniedrigt.

Die älteren Jahrgänge atmeten weniger wie die jüngeren, in beiden Jahreszeiten: im Sommer 97er CO_2 0,48, 0,53; absorbierten O 0,81, 0,88; 98er CO_2 0,59, 0,74; O 0,94, 1,15. Im Winter 97er CO_2 0,89, 0,68; O 0,77, 0,59; 98er CO_2 1,18, 1,18; O 1,00, 1,06.

Das Ergebnis dieser Untersuchungen erschien mir anfangs fehlerhaft, doch bürgt die Konstanz gerade der Quotienten wohl

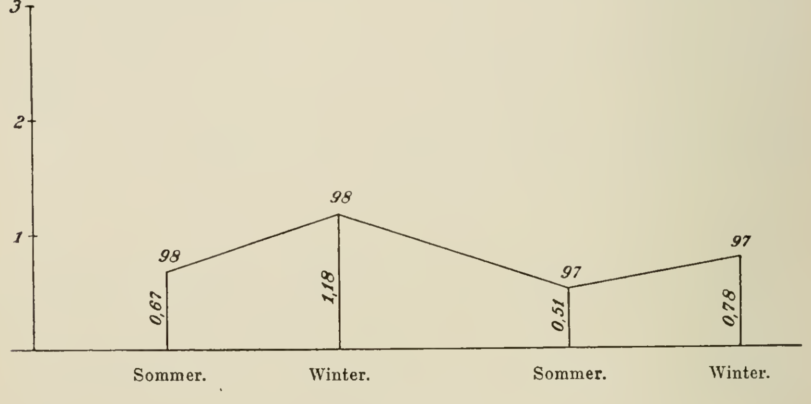


Abb. 7. Ilex.

dafür, dass dies nicht der Fall ist. Immerhin ist es eigentümlich und nur durch die Kältereaktion erklärlich. Quotienten im Sommer 0,60 bis 0,64, im Winter 1,11 bis 1,18. Die Kurve (vergl. Abb. 7) zeigt natürlich das auffallende Bild wieder. Im Sommer war Stärke vorhanden, im Winter nicht.

Thuja occidentalis. (Vergl. Tabelle VI.)

Bei der Besprechung dieser Pflanze möchte ich vorausschicken, dass die Versuche nur Sommer- und Winterleistungen eines einzigen und zwar des jüngsten Jahrgangs enthalten, da es nicht möglich war, äusserlich mit Sicherheit genau zweijährige Blattzweige

Tabelle VI. Objekt: **Thuja occidentalis.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuch	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O. i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
Sommer	26. 8. 98 69		98	25,0	4	26	51,10	1,25	9,15	2,44	2,49	0,98	
	27. 8. 98 70		98	,,	,,	,,	50,50	1,11	9,16	2,20	2,30	0,95	
Winter	19.11.98 71		98	25,0	4	24^{80}	51,00	0,67	9,75	1,31	1,47	0,89	
	22 11.98 72	dies. Obj., Aufenth. i. N. Gew.*) T. 2° C			,,	24^{60}	51,05	0,65	9,80	1,26	1,40	0,89	*) N. Gew. = nördl. geleg. Gewächshaus.
	5.12.98 73	,, ,, ,, ,, T. 4-9,5° C.			,,	25	50,80	0,40	10,00	0,79	1,00	0,80	
	22.11.98 74	neue Objekte, 98, geschnitten am 18. 11., bis 22.11. i. N. Gew. aufbew. T. 2° C			,,	24^{60}	50,90	0,70	9,70	1,37	1,52	0,90	
	5.12.98 75	diese Objekte, v. 22. 11. aufbewahrt im N. G. T. 4—9,5° C			,,	25	51,05	0,41	10,04	0,80	1,01	0,80	
	6.12 98 76	neue Objekte	98	25,0	,,	,,	50,60	0,55	9,75	1,08	1,36	0,80	nach 6 tagelangem Frost bis —6° C, sehr rot gefärbt.
Im Sommer nicht sehr viel Stärke, im Winter keine	8.12.98 77	dies. Obj. i. N. Gew. aufbew., T. 4,5-5° C			,,	,,	50,75	0,55	9,85	0,98	1,22	0,80	
	2. 2.99 78	neue Objekte	98	25,0	,,	24^{20}	50,90	0,90	9,45	1,77	1,94	0,91	
	3. 2.99 79	neue Objekte	98	,,	,,	,,	52,00	0,85	9,73	1,64	1,82	0,90	

zu unterscheiden, konnten doch die jüngsten Sprosse nur an der lichteren Färbung erkannt werden. Der Versuch ist aber trotzdem nicht ohne Interesse, schon allein deshalb, weil er die durch die Efeublätter gefundene Tatsache, dass die infolge der Kälte rotgewordenen Organe lebhafter atmen, vollauf bestätigt. Ebenso lehrt er wieder, dass, bevor die Temperatur den Gefrierpunkt erreicht, die Pflanzen normaler Weise im Winter weniger atmen als im Sommer. Sodann habe ich, da mir auch diese Pflanze gut dazu geeignet schien, zweimal Objekte vom ersten Versuch aufgehoben und nach ca. 14 Tagen ihre Atmungswerte bestimmt, wobei sich herausstellte, dass die Atmungsintensität in beiden Fällen völlig übereinstimmend abgenommen hatte. Bei einem am folgenden Tage mit frischen Objekten vorgenommenen Versuch fand ich zwar höhere Atmungswerte, aber denselben Quotienten wie bei den vorerwähnten Nachversuchen. Insofern der Atmungsquotient ein Masstab ist für die gesunde Verfassung, wäre daher festzustellen, dass die 14tägige Trennung der Blätter vom Stamm für das gleichmässige Funktionieren aller beteiligten Zellen keinen ungünstigen Einfluss gehabt hat[1].

1. Hauptversuch:	prod. CO_2	1,31,	abs. O	1,47,	Q	0,89
1. Nachversuch:	,,	0,79,	,,	1,00,	,,	0,80
2. Hauptversuch:	,,	1,37,	,,	1,52,	,,	0,90
2. Nachversuch:	,,	0,80,	,,	1,01,	,,	0,80
3. Hauptversuch:	,,	1,08,	,,	1,36,	,,	0,80
3. Nachversuch:	,,	0,98,	,,	1,22,	,,	0,80

Die Atmung war also überhaupt herabgestimmt, naturgemäss bei den schon längere Zeit vom Stamm getrennten in erhöhtem Masse.

Das Gewicht der Objekte betrug mit den Zweigen 25 gr, die Versuchsdauer 5 Stunden. Es wurden im Sommer im Mittel an CO_2 produziert 2,32 vol. %, an O absorbiert 2,89; im Winter CO_2 1,35, O 1,53. Über die einzelnen Leistungen im Winter ist oben schon berichtet worden. Am 2. 2 und 3. 2 untersuchte ich Blätter, die unter Einfluss sechtägigen Frostwetters bis — 6° C. sich rot gefärbt hatten. Die Werte waren: CO_2-Produktion 1,77, 1,64; O-Absorption 1,94, 1,82. Es tritt also hier deutlich ein Unterschied zu Tage zwischen Pinus und Thuja. Der Quotient erreichte

[1] Pfeffer, Physiologie II. Aufl. Bd. 1, S. 526 und 574.

im Sommer nahezu den Wert 1, ging im Winter herab bis auf 0,80 und stieg nach der Kälte wieder bis auf 0,91.

Im Sommer war nicht allzuviel Stärke vorhanden, im Winter keine.

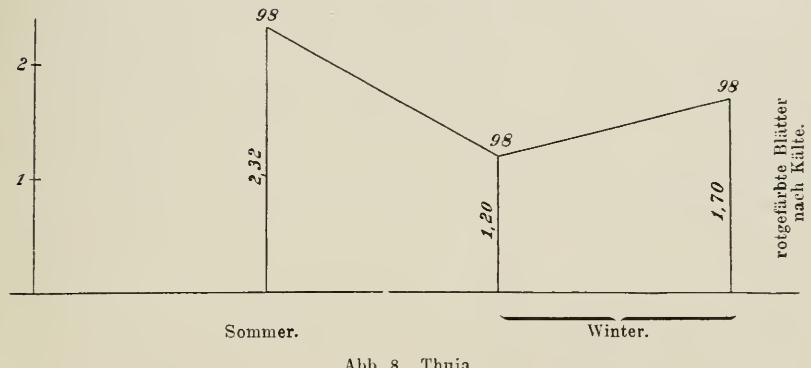


Abb. 8. Thuja.

Durch die Kurve (vergl. Abb. 8) wird deutlich die Wirkung der Kälte demonstriert: Sommer 2,32; Winter vor der Kälte 1,20, nach Eintritt derselben 1,70 CO_2-Produktion.

Es kommen jetzt drei Versuche zur Besprechung, bei denen die Objekte ausschliesslich den Gewächshäusern entnommen sind: Camellia japonica, Evonymus japonica und Dammara. Zunächst

Camellia japonica. (Vergl. Tabelle VII.)

Hiervon kamen zwei verschiedene Pflanzen zur Untersuchung. Die eine wurzelte im Erdboden und breitete ihre Äste spalierartig an der Wand im Kalthause aus; sie war kräftig im Stamm und trug einen schönen Blattschmuck. Die andere Pflanze wuchs in einem Kübel, hatte grössere aber nicht so zahlreiche Blätter. Sobald die Witterung es erlaubte, wurde sie mit den anderen entsprechenden Gewächsen aus dem Kalthause zu mehrmonatlichem Aufenthalt ins Freie gebracht. Das Gewicht der Objekte war 25 gr und es waren nötig dazu von der Pflanze im Kübel 23 resp. 22 Stück im Sommer, im Winter je 22 Stück. Von der Pflanze im Kalthause im Sommer 31 resp. 32 Stück, im Winter 25 resp. 28 Stück.

Tabelle VII. Objekt: **Camellia japonica.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. durch KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
Sommer													
	16. 7. 98 80	23	97	25,0	5	24^{80}	51,60	0,55	9,80	1,06	1,65	0,64	im Kübel im Freien.
	16. 7. 98 81	22	98	„	„	„	51,55	1,05	9,50	2,04	2,03	1,00	
	18. 7. 98 82	31	97	„	„	24^{90}	51,05	0,40	9,95	0,78	1,20	0,65	im Boden im Gewächshause.
	18. 7. 98 83	32	98	„	„	„	51,50	0,50	10,20	0,97	0,84	1,15	
Winter													
	7. 2. 99 84	25	97	25,0	5	24	50,90	0,25	10,15	0,49	0,81	0,60	ebenso.
	7. 2. 99 85	28	98	„	„	„	50,35	0,40	10,05	0,79	0,74	1,10	
Im Sommer reichl Stärke, im Winter minimal	8. 2. 99 86	22	97	„	„	24^{20}	50,00	0,25	9,96	0,50	0,81	0,62	im Kübel im Kalthause.
	8. 2. 99 87	22	98	„	„	„	51,00	0,40	9,64	0,78	0,78	1,00	

Dauer des Versuchs 5 Stunden. Zwei Jahrgänge. Bei der Vergleichung der Atmungstätigkeit dieser beiden Pflanzen stellte sich die bemerkenswerte Tatsache heraus, dass die in der freien Luft befindlichen Organe stärker atmeten wie die an das Kalthaus gefesselten. Es produzierten von der Kübelpflanze im Sommer CO_2 97er (2jähr.) Blätter 1,06, 98er 2,04; absorbierten O 1,65 (97) und 2,03 (98); von der Gewächshauspflanze CO_2 97er 0,78, 98er 0,97; absorbierten O 1,20 (97) und 0,84 (98). Im Winter die ersteren CO_2 97er 0,50, 98er 0,78 und absorbierten O 0,81 (97) und 0,78 (98); die letzteren CO_2 97er 0,49, 98er 0,79 und absorbierten O 0,81 (97) und 0,74 (98). Aus diesen Zahlen ist auch

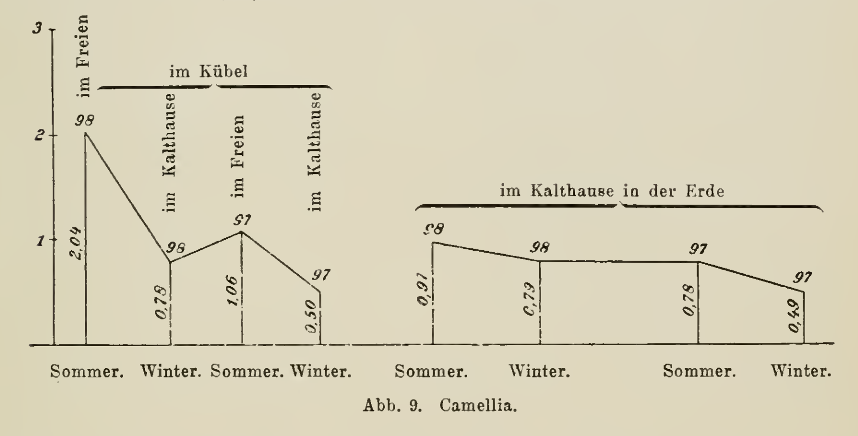


Abb. 9. Camellia.

ersichtlich, dass wieder die jüngeren Organe lebhafter atmen als die älteren. Der Quotient hatte Sommer und Winter denselben Wert, der sich durchgängig geringer zeigte bei den älteren als bei den jüngeren Blättern: 97er 0,63, 98er 1,06 im Mittel. Stärke fand sich im Sommer sehr reichlich vor, im Winter minimal.

Die Kurve (vergl. Abb. 9) zeigt für die stets in gleichen Verhältnissen bleibende Gewächshauspflanze die grösste Atmungstätigkeit im Sommer, 0,97, für die jüngsten Organe; mit zunehmendem Alter ein geringeres Herabgehen im Winter, 0,79. Dieser Wert bleibt auch im zweiten Sommer bestehen, 0,78, um sich dann im zweiten Winter um ein Bedeutendes zu vermindern, 0,49. Anders die Pflanze im Kübel. Bei ihr atmen die jüngsten Blätter über doppelt so viel, 2,04, im Sommer im Freien und fallen im Winter — in derselben Umgebung wie die Spalierpflanze — auch auf das-

selbe Niveau, 0,78, herab. Für die zweite Vegetationsperiode ergibt sich dann wieder ein Aufschwung, 1,06, und schliesslich für den zweiten Winter derselbe Wert wie im Kalthause, 0,50.

Evonymus japonica. (Vergl. Tabelle VIII.)

Der Versuch mit Evonymus zeichnet sich dadurch aus, dass er von allen die höchsten Kohlensäureprozente ergab, nämlich über sechs. Im Winter war es schwer, von den älteren Blättern das nötige Gewicht zusammen zu bringen, da dieselben schon im De-

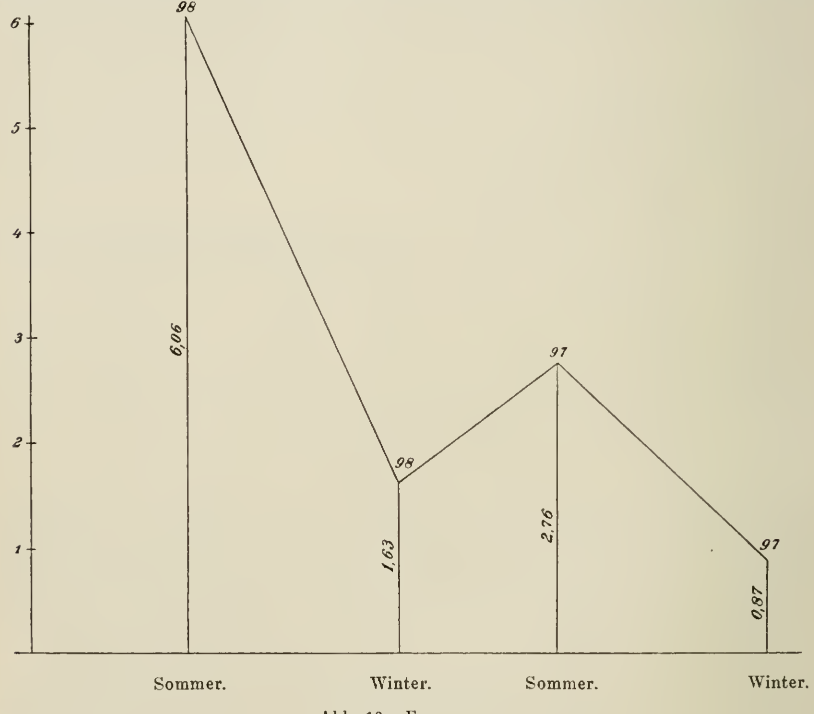


Abb. 10. Evonymus.

zember in grossen Massen abfallen. Es wurden untersucht zwei Jahrgänge, das Objektgewicht betrug 25 gr, wozu die älteren im Sommer 69, im Winter 70 Stück, die jüngeren 72 resp. 79 Stück liefern mussten. Versuchsdauer 5 Stunden. Da die Pflanze im Kalthause stand, so hatte sie im Winter Temperaturen unter 0^0 nicht auszuhalten.

Tabelle VIII. Objekt: **Evonymus japonica.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
Sommer	14. 7. 01 88	69	97	25,0	5	25^{40}	50,60	1,40	8,95	2,76	2,65	1,04	Im Sommer sehr viel Stärke, im Winter keine.
	14. 7. 01 89	72	98	"	"	"	50,30	3,05	7,20	6,06	5,61	1,08	
Winter	8. 1. 01 90	70	97	25,0	"	24^{60}	51,65	0,45	10,20	0,87	0,84	1,03	
	8. 1. 01 91	79	98	"	"	"	51,90	0,85	9,90	1,63	1,45	1,12	

Tabelle IX. Objekt: **Dammara robusta.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
	5. 7. 98 92		97	12,5	10	25^{60}	51,95	0,35	10,35	0,67	0,79	0,85	Im Sommer viel Stärke, im Winter makroskopisch nicht nachweisbar
	5. 7. 98 93		98	"	"	"	50,35	0,75	9,50	1,49	1,69	0,88	
	6. 7. 98 94		96	"	"	"	51,00	0,32	10,20	0,63	0,72	0,87	

Die Durchschnittsleistung ergab für den Sommer an produzierter CO_2 4,41, an absorbiertem O 4,13; für den Winter CO_2 1,25, O 1,14.

Der Unterschied zwischen beiden Jahrgängen war sehr bedeutend; die älteren Blätter produzierten CO_2 im Sommer 2,76, im Winter 1,63.

Dementsprechend war der Sauerstoffverbrauch, in allen Fällen aber kleiner als die CO_2-Produktion, sodass der Quotient stets etwas grösser wie 1 ausfiel.

Stärke war im Sommer sehr reichlich vorhanden, im Winter gar nicht. Die Kurve (vergl. Abb. 10) zeigt ein normales Bild.

Der ausserordentlich hohe Wert für die CO_2-Produktion der jüngsten Blätter dürfte den sonst gefundenen Zahlen gegenüber vielleicht weniger auffällig erscheinen, wenn ich bemerke, dass die Objekte zu den ausgesprochen lederartigen nicht zu rechnen sind; sie kommen vielmehr in ihrem ganzen Habitus dem der Birke am nächsten.

Dammara robusta. (Vergl. Tabelle IX.)

Bei Dammara konnte auf drei Jahrgänge zurückgegriffen werden. Um das Material zu schonen, nahm ich nur 12,5 gr Objekte zum Versuch, dehnte denselben aber auf die Dauer von 10 Stunden aus. Leider sind mir die ziffernmässigen Belege für den Winter abhanden gekommen. Da mir aber die Atmungstätigkeit dieser Pflanze wegen ihres ständigen Aufenthaltes im Kalthause von Wichtigkeit war, so erinnere ich mich genau, dass nur für die jüngsten Blätter ein Nachlassen der Intensität zu konstatieren war, während die der älteren Blätter sowohl als auch die Quotienten aller Jahrgänge denen des Sommers gleichblieben. Naturgemäss schieden die jüngsten Blätter mehr CO_2 aus, als die älteren und zwar über zweimal soviel: 1,49, absorbierten O 1,69. Die demnächst älteren ergaben die Werte 0,67 CO_2 und 0,79 O, die ältesten 0,63 CO_2 und 0,72 O. Der Unterschied zwischen zwei- und dreijährigen Blättern ist also nur gering. Der Quotient war, wie schon erwähnt, Sommer und Winter fast gleich; er betrug im Mittel 0,86.

Da von allen Jahrgängen im Sommer und im Winter nur je ein Versuch ausgeführt wurde, so ist die Kurve (vergl. Abb. 11) mit den oben erwähnten Angaben identisch. Der höhere Wert

für die jüngsten Blätter im Sommer findet vielleicht dadurch seine Erklärung, dass letztere zur Zeit der Prüfung noch sehr zart waren,

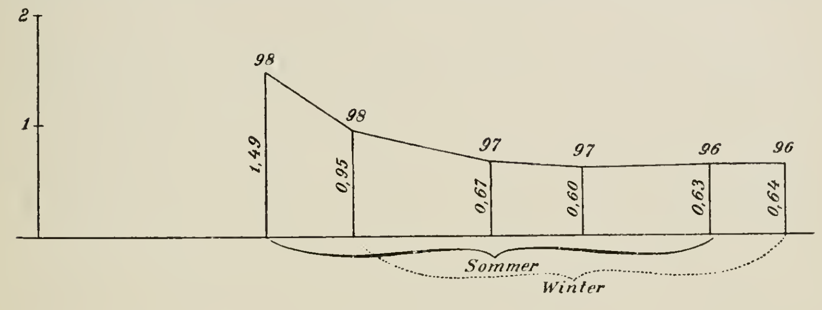


Abb. 11. Dammara.

sich also eventl. noch in der Entwicklung befanden, gegenüber dem älteren besonders zähen Material, hervorstechend durch diese Eigenschaft vor sämtlichen anderen Objekten.

Stärke war im Sommer viel vorhanden, im Winter makroskopisch nicht nachweisbar.

Im Verlaufe vorstehender Untersuchungen verschaffte sich auch die Frage Geltung, wie wohl die blattlosen Zweigachsen von Bäumen, die ihr Laub im Herbst verlieren, sich in ihrer Atmungstätigkeit verhalten. Ebenso lag es nahe, sich auch darüber zu informieren, wie diese Pflanzenteile sich im Sommer verhielten. Es versteht sich von selbst, dass die Sommerversuche nach der Entwicklung der Blätter, die Winterversuche gleich nach dem Abfallen derselben unternommen wurden. Voraussehen lässt sich auch, dass Zweige mit frühzeitiger Neigung zur reichlichen Holzbildung und solche ohne dieses Bestreben verschiedene Atmungserscheinungen geben werden.

Als Objekte wurden benutzt die Zweige von Fraxinus Ornus und Aesculus lutea. Man wird zugeben können, dass der äussere Habitus beider Arten Zweige ohne weiteres die Voraussetzung einer ungleichen Respirationstätigkeit zulässt. Namentlich die letztjährigen Triebe differieren erheblich in ihrem Aussehen.

Die Reihenfolge der Versuche war insofern anders, als der Winter dem Sommer vorangestellt wurde.

Das Gewicht der Objekte betrug ebenfalls 25 g. Sie wurden so ausgewählt, dass tunlichst gleich lange Stücke, bei denen auch die einzelnen Jahreszuwachse möglichst von gleicher Länge waren, zum Versuch kamen. Ausserdem geschah die Abtrennung an einem Blattansatz, nicht in der Mitte eines Internodiums. 25 g letztjährige Sprossachsen von Fraxinus hatten aneinandergelegt Anfang November und Februar eine Gesamtlänge von 0,75 m, im Juli die älteren ebenso, die jüngeren 0,90 m; von Aesculus zur selben Zeit im Winter 0,67 und 0,70 m, im Sommer 0,67 und neue 0,85 m.

Fraxinus Ornus. (Vergl. Tabelle X.)

Anfang November produzierten die letztjährigen CO_2 0,71 und absorbierten O 0,77. Am folgenden Tage, nachdem sie im nördlich gelegenen Gewächshause bei 7,4° Temperatur aufbewahrt waren, fast ebenso: 0,71 CO_2 resp. 0,74 O. Wieder am folgenden Tage gaben neue Objekte 0,79 CO_2 resp. 0,82 O. Dieselben verblieben nun einen Tag im Wärmezimmer bei der Temperatur aufbewahrt, in der die Versuche gemacht wurden und jetzt fielen die Atmungswerte auf die Hälfte herab, nämlich 0,38 CO_2-Prod. und 0,40 O-Abs. Die sprunghafte Temperaturerhöhung hat also eine vorübergehende starke Erhöhung der Atmung zur Folge gehabt, wie bei den Blättern. Die Quotienten schwankten zwischen 0,92 und 0,96, dürften also wohl als gleich angesehen werden.

Bei einer Prüfung Mitte Dezember zeigte sich ein ähnliches Resultat: 0,48 CO_2-Prod. und 0,50 O-Abs., ebenso auch bei dem Versuch Mitte Februar: 0,46 CO_2 und 0,48 O. Beidemale wurden die Objekte einen Tag lang vorher im Wärmezimmer belassen. Die hier gefundenen Quotienten waren 0,96 und 0,95, also wie die früheren. Aus diesen Versuchen möchte man nebenbei noch schliessen, dass die Zweige nach dem Abfall der Blätter sofort ihre Winterruhe antreten. Im Sommer erreichen die Werte eine ziemliche Höhe. Die Zweige der vorletzten Vegetationsperiode atmen dreimal soviel aus (CO_2) und viermal soviel ein (O) als im Winter, nämlich CO_2 1,18 und O 1,78; bei einem zweiten Versuch CO_2 0,97 und O 1,82. Die Atmung der im Sommer ihrer Entstehung gewachsenen Sprossachsen ist noch bedeutend grösser. Sie produzieren CO_2 2,61 und 2,17, absorb. O 2,95 und 2,36. Der Unterschied zwischen diesen letzteren an zwei aufeinander folgenden

Tabelle X. Objekt: **Fraxinus Ornus.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs		Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Graden	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
Sommer		Länge der zus. gel. Zweige											
	7.11.98 95	75 cm	98	25,0	5	24^{60}	53,18	0,38	10,60	0,71	0,77	0,92	
	8.11.98 96	dies. Obj.	„	„	„	„	51,85	0,37	10,35	0,71	0,74	0,96	nach d. 1. Vers. im N. Gew. aufbewahrt.
	9.11.98 97	neue Obj.	„	„	„	„	50,70	0,40	10,07	0,79	0,82	0,96	
	10.11.98 98	dies. Obj.	„	„	„	24^{40}	51,80	0,20	10,55	0,38	0,40	0,95	Objekt blieb i. W.-Z. T W. 23,40 C.
	15.12.98 99	neue Obj.	„	„	„	24^{80}	51,85	0,25	10,50	0,48	0,50	0,96	Obj. 1 Tag lang vorh. i. W. aufb. T. 23,80 C.
	6. 2.99 100	„	„	„	„	24^{60}	51,85	0,24	10,51	0,46	0,48	0,95	ebenso.
Winter													
	19. 7.99 101	75 cm	98	25,0	5	26^{80}	50,70	0,60	9,55	1,18	1,78	0,60	
	19. 7.99 102	90,5 cm	99	„	„	„	51,65	1,35	8,95	2,61	2,95	0,88	
	20. 7.99 103	„	98	„	„	„	51,50	0,50	9,70	0,97	1,82	0,53	
	20. 7.99 104	„	99	„	„	„	50,60	1,10	9,15	2,17	2,36	0,91	
	22. 7.99 105	dies. Obj.	98	„	„	„	50,80	0,50	9,50	0,98	1,96	0,50	
	22. 7.99 106	„	99	„	„	„	51,05	0,70	9,75	1,37	1,52	0,90	

Tagen gewonnenen Resultaten springt in die Augen und zeigt recht deutlich, dass ohne erkennbare Ursachen die Werte ziemlichen Schwankungen unterworfen sind. Auf Versuchsfehler dürfte die plötzliche Verschiedenheit nicht zurückzuführen sein, weil der Atmungsquotient fast derselbe ist. Die Nachversuche, die ich zwei Tage später mit den letzten Objekten (98 und 99er) anstellte, ergaben eine auch schon bei den Blättern erwiesene Tatsache: die älteren Zweige atmeten fast ebenso stark, die jüngeren dagegen fast merklich weniger als im Hauptversuch: 98er prod. CO_2 0,98, absorb. O 1,96; 99er CO_2 1,37, O 1,52, Also auch hier wieder die grössere Reaktionsfähigkeit der jüngeren Organe anormalen Verhältnissen gegenüber. Mit einigen Worten noch auf den Unterschied in den Leistungen der Zweige verschiedenen Alters zurückkommend möchte ich sagen, dass dieselben sich analog den Blättern verhielten.

Obwohl im Winter nur ein Jahrgang untersucht wurde, so ersieht man doch dadurch, dass die Winterversuche zuerst gemacht wurden, ganz deutlich die Differenz zwischen Sommer und Winter für

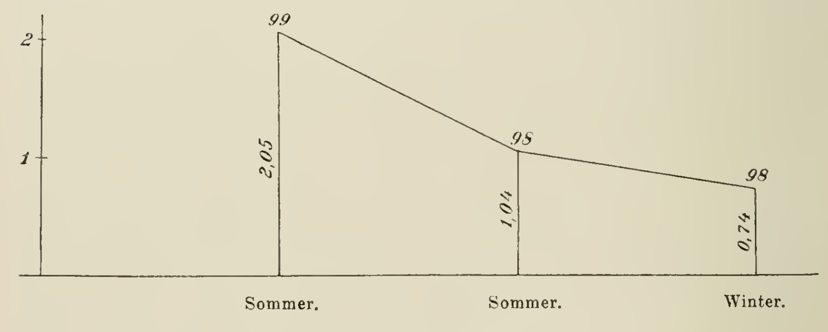


Abb. 12. Fraxinus.

die Objekte der jüngsten Vegetationsperiode, wie auch die Fähigkeit der Sprosse, sobald sie die zweite Vegetationsperiode erreicht haben, lebhafter zu atmen. Eine Eigentümlichkeit, die auch schon teilweise bei Pinus und durchgängig bei C a m e l l i a vorhanden war, zeigte sich auch hier bei der Berechnung des Quotienten. Während dieselben bei den jüngsten Organen Winter und Sommer sich fast in derselben Höhe hielten (0,95 bis 0,90 im Mittel, im Winter waren sie etwas grösser), gingen sie bei den älteren sehr herunter, 0,55 im Mittel, es wurde also von ihnen relativ mehr Sauerstoff

verbraucht. Für die älteren Zweige fehlen die diesbezüglichen Angaben im Winter. (Vergl. Abb. 12.)

Aesculus lutea. (Vergl. Tabelle XI.)

Ebenfalls Winterversuche vor den Sommerversuchen. Die Atmungsergebnisse waren in allen Fällen geringer wie die bei Fraxinus, was ich auf die von Jugend an stärkere Holzbildung bei ersterem zurückführe, zumal auch die Quotienten der jüngeren Sprosse weit hinter denen der Zweige von Fraxinus zurückbleiben. Am 19. November ergaben letztjährige Organe eine CO_2-Prod. von 0,49, eine O-Abs. von 0,82. Am 20. Februar wurden produziert CO_2 0,54, abs. O. 0,85. Die Quotienten waren 0,59 und 0,63, also alle entsprechenden Werte annähernd gleich und zwar zu Beginn wie gegen Ende des Winters. Im Sommer, Juli, darauf nimmt die Atmung der Zweige aus der verflossenen Vegetationsperiode einen bemerkenswerten Aufschwung, erreicht aber nicht die Werte von Fraxinus. Die CO_2-Prod. betrug einmal 1,06, die O-Abs. 1,90; das andere Mal CO_2 0,94, O 1,70. Die Quotienten waren 0,56 und 0,55.

Diese Übereinstimmung mit Fraxinus leite ich daher, dass auch bei diesem im zweiten Jahre die Holzbildung sehr viel stärker hervortritt. Der Unterschied in den Atmungswerten der letztjährigen Zweige von Aesculus gegenüber Fraxinus ist sonst

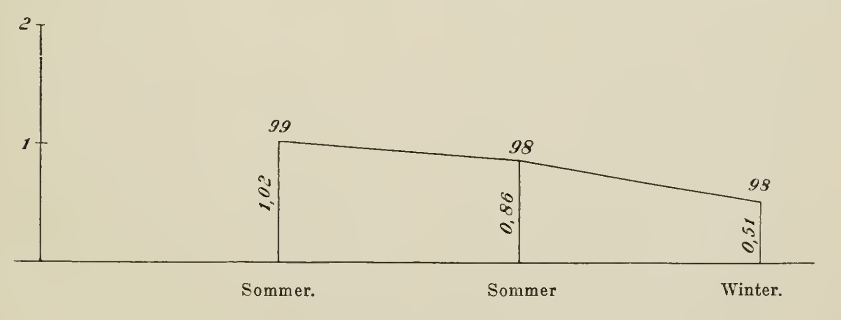


Abb. 13. Aesculus.

nicht recht erklärlich, da individuelle Eigentümlichkeiten irgend welcher Art sich doch auf alle Teile einer Pflanze erstrecken müssten. Jüngste Sprosse prod. CO_2 1,18 und abs. O 1,84, ferner

Tabelle XI. Objekt **Aesculus lutea.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs		Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
Sommer													
	19.11.98 107	67 cm lang	98	25,0	5	25	50,95	0,25	10,15	0,49	0,82	0,59	
	20. 2.99 108	70 „ „	„	„	„	25^{10}	50,50	0,27	10,04	0,54	0,85	0,63	
Winter													
	14. 7.99 109	67 cm lang	98	25,0	5	26^{60}	51,75	0,55	9,70	1,06	1,90	0,56	
	14. 7.99 110	80 „ „	99	„	„	„	50,85	0,60	9,55	1,18	1,84	0,64	
	16. 7.99 111	neue Obj.	98	„	„	26^{80}	51,84	0,49	9,83	0,94	1,70	0,55	
	16. 7.99 112	„	99	„	„	„	51,80	0,60	9,75	1,15	1,80	0,63	
	21. 7.99 113	diese Obj.	98	„	„	„	52,70	0,45	10,15	0,85	1,42	0,60	
	21. 7.99 114	„	99	„	„	„	50,75	0,40	10,10	0,79	0,79	1,00	

1,15 CO_2 resp. 1,80 O. Die Quotienten hatten die Werte 0,64 und 0,63, was gegen die von Fraxinus besonders auffällt. Die letzten Objekte wurden nach einigen Tagen nochmals untersucht, wobei die älteren ihren ersten Werten wenigstens nahe kamen, bei den jüngeren war die Atmung stark vermindert, der Quotient hatte sich ganz verschoben. Ältere prod. CO_2 0,85, abs. O 1,42, Q 0,60; jüngere CO_2 0,79, O 0,79, Q 1,00, wieder also ein Beweis von der geringeren Widerstandsfähigkeit junger Triebe. (Vergl. auch Abb. 13.)

Ich komme nun zum Schlusse dieser Untersuchungen und da lassen sich denn die Relultate zu folgendem Gesamtbild vereinigen:

1) Die Atmungstätigkeit ist unter normalen äusseren Bedingungen im Sommer grösser wie im Winter. Werden aber die Objekte im Winter schroffen Temperaturunterschieden ausgesetzt, bei sonst gleichen Versuchstemperaturen, so ist es erwiesen, dass die normalen Sommerwerte nicht nur erreicht, sondern sogar überholt werden können (Hedera, Ilex). Auch der Quotient $\frac{CO_2}{O}$ ist gewöhnlich im Sommer grösser wie im Winter, kann aber ebenfalls entsprechend der Atmung überhaupt, den Sommerwerten gleichkommen.

2) Erstjährige Blätter atmen stets stärker[1] als mehrjährige und zwar scheint der Unterschied bei zarten Blättern am ansehnlichsten zu sein (Evonymus). Auch für Zweige scheint dies Geltung zu haben (Fraxinus).

Der Quotient $\frac{CO_2}{O}$ war für beide Jahrgänge bei der Hälfte der Objekte annährend gleich. Wo Unterschiede auftraten, d. h. wo er bei jüngeren grösser war als bei älteren, waren sie nur im Sommer zu konstatieren (Hedera, Buxus, Fraxinus, Aesculus); bei Camellia aber im Sommer und Winter.

Bei Wiederholungsversuchen mit denselben Objekten zeigte sich immer eine Verminderung der Atmung, die jedoch bei älteren geringer war als bei jüngeren.

3) Der Wechsel der Atmungstätigkeit wird im allgemeinen durch eine Kurve dargestellt, die in dem der ersten Vegetationsperiode folgenden Winter eine Senkung erfährt, in der zweiten Vegetationsperiode wieder aufsteigt, aber nicht bis zur Höhe des

[1] Pfeffer, Physiologie, II. Aufl. Bd. 1, S. 525.

ersten Sommers, in manchen Fällen auch nicht viel über die Werte des Winters. In der dritten Vegetationsperiode erfährt sie keine Hebung mehr, sinkt im Gegenteil noch etwas unter die Höhe des vorhergehenden Winters herab.

Zwiebeln und Knollen von **Allium Cepa** und **Solanum tuberosum.**

Die nun folgenden Untersuchungen über Zwiebeln von Allium und Knollen von Solanum hatten den Zweck, zu erfahren, wie sich beide Objekte in der Winterruhe äusseren Temperaturveränderungen gegenüber verhalten würden. Bei den Versuchen, wobei dieselben im Winter gepflanzt und künstlicher Sommertemperatur ausgesetzt werden, gelangt man bekanntlich zu dem Resultate, dass sie sich nicht entwickeln. Immerhin möchte man aber irgendwelche sich bemerkbar machende Reaktionen annehmen, die aber nicht mit dem Beginn einer Wachstumstätigkeit verknüpft sein müssen.

Die Bearbeitung derartiger Objekte ist natürlich einfacher und sicherer als die derjenigen Organe, welche man von dem Stamm entnehmen muss. Sie bilden ein in sich geschlossenes Ganzes, das für sich existenzfähig ist; es sind keine Verwundungen erforderlich und Nahrungsmangel ist nicht zu befürchten. Von diesen Knollen und Zwiebeln wurden die kleinsten ausgesucht, in der sicheren Annahme, dass sich Einflüsse aller Art bei diesen leichter und schneller im ganzen Organismus äussern mussten. In der Voraussetzung ferner, dass Knollen und Zwiebeln eine viel geringere Atmungsintensität entwickeln würden, als Blätter und Zweige, nahm ich zu den Proben eine erheblich grössere Gewichtsmenge und zwar von den Zwiebeln 100 g und von den Kartoffeln 200 g. Die Resultate bestätigten, dass ich recht daran getan hatte, denn bei beiden Objekten wären sonst die Anfangswerte, in fünf Stunden, kaum über die Versuchsfehler hinausgegangen. Zwiebeln und Kartoffeln wurden Ende Oktober gekauft und in einem Keller aufbewahrt. Die Temperatur in diesem Raume betrug während des Winters + 13,5 bis + 6° C.

Allium Cepa. Zwiebeln. (Vergl. Tabelle XII.)

1. Versuchsreihe 18. November bis 6. Dezember.

Zur Untersuchung 100 gr = 18 Stück.

Objekte lagen seit Ende Oktober bis 18. November gereinigt (durch Abspülen) und abgewogen im Keller in einer Kiste. Temperatur + 13,5° C. Die Temperatur in den Versuchsgefässen betrug 24,4 bis 25° C. Wenn Objekte von einem Versuch zum andern im Wärmezimmer verblieben, so geschah dies bei 23,5° C. Versuchsdauer 5 Stunden.

Versuch a: aus dem Keller

prod. CO_2 0,44, abs. O 0,91, $\frac{CO_2}{O}$ 0,48.

Nach dem Versuch in den Keller zurück und am nächsten Tage zum Versuch b:

prod. CO_2 1,46, abs. O 1,14, $\frac{CO_2}{O}$ 1,28,

also eine bedeutende Erhöhung aller Werte. Objekte zurück in den Keller und vier Tage darauf zum Versuch c:

prod. CO_2 0,80, abs. O 1,28, $\frac{CO_2}{O}$ 0,62,

Abfall und normalere Gestaltung des Quotienten. Objekte verblieben im Wärmezimmer und Tags darauf zum Versuch d:

prod. CO_2 1,06, abs. O 1,35, $\frac{CO_2}{O}$ 0,78.

Am nächsten Tage darauf Versuch e:

prod. CO_2 2,81, abs. O 2,43, $\frac{CO_2}{O}$ 1,15.

Tags darauf Versuch f: prod. CO_2 1,72, abs. 1,36, $\frac{CO_2}{O}$ 1,26.

„ „ „ g: „ „ 1,07, „ 1,19, „ 0,90.

„ „ „ h: „ „ 0,88, „ 1,02, „ 0,86.

Zurück in den Keller, woselbst die Temperatur bis auf + 11° C. herabgegangen war, und zwei Tage nachher Versuch i:

prod. CO_2 0,96, abs. O 1,24, $\frac{CO_2}{O}$ 0,71.

Tabelle XII. Objekt: Zwiebeln von **Allium Cepa I.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
	18.11.98 115	18	98	100,0	5	24^{80}	52,06	0,23	10,33	0,44	0,91	0,48	seit Ende Okt. i.N.K.T.13,5 C
nach 1 Tage	19.11.98 116	„	„	„	„	„	51,25	0,75	9,95	1,46	1,14	1,28	aufbew i. N.K
„ 4 „	23.11.98 117	„	„	„	„	24^{40}	51,00	0,40	9,90	0,80	1,28	0,62	ebenso.
„ 1 „	24.11.98 118	„	„	„	„	24^{50}	51,60	0,55	9,95	1,06	1,35	0,78	aufbew. i. W.Z. T. 23,50 C.
„ 1 „	25.11.98 119	„	„	„	„	24^{80}	53,35	1,50	9,55	2,81	2,43	1,15	ebenso.
„ 1 „	26.11.98 120	„	„	„	„	„	53,35	0,80	10,45	1,72	1,36	1,26	ebenso.
„ 1 „	29.11.98 121	„	„	„	„	„	51,40	0,55	10,00	1,07	1,19	0,90	ebenso.
„ 1 „	30.11.98 122	„	„	„	„	„	50,65	0,45	9,95	0,88	1,02	0,86	ebenso.
„ 2 „	2.12.98 123	„	„	„	„	„	51,70	0,50	10,04	0,96	1,24	0,71	aufbew. im K. T. 11° C.
„ 4 „	6.12.98 124	„	„	„	„	25	51,36	0,36	10,14	0,70	1,16	0,60	ebenso.
	4. 2.99 131	diese. Obj., Gewichtsabn. 12,5 g, aufbewahrt im N.K. T. 6—8° C			„	24^{40}	50,20	0,45	9,90	0,90	0,96	0,95	

Objekt: Zwiebeln von **Allium Cepa II.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
	7.12.98 125	18	98	100,0	5	25	50,45	0,25	10,00	0,49	1,12	0,43	s. Ende Okt i. N.K.T.b.11° C.
nach 1 Tage	8.12.98 126	„	„	„	„	„	51,40	0,45	10,00	0,87	1,22	0,71	ebenso.
„ 1 „	9.12.98 127	„	„	„	„	„	25,40	0,22	4,95	0,86	1,28	0,67	aufbewahrt i. W.Z. T. 24° C.
„ 1 „	10.12.98 128	„	„	„	„	„	50,70	0,45	9,85	0,89	1,28	0,70	ebenso.
3 „	13.12.98 129	„	„	„	„	24^{80}	50,60	0,25	9,90	0,49	1,08	0,45	ebenso.
	10. 2.99 130	dies. Obj., Gewichtsabnahme 11,0, aufbewahrt im N.K. T. 6—8° C			„	24^{60}	51,00	0,39	10,11	0,76	0,87	0,87	

Objekte wieder in Keller und nach vier Tagen Versuch k:

prod. CO_2 0,70, abs. O 1,16, $\frac{CO_2}{O}$ 0,60.

Auffallend in dieser Versuchsreihe ist der Umstand, dass jedesmal, wenn die Reizwirkung sich in einer bedeutenden CO_2-Produktion bemerkbar machte, verhältnismässig wenig O absorbiert wurde, sodass der Quotient beträchtlich über den Wert 1,00 hinausging.

2. Versuchsreihe 7.—13. Dezember.

Dieselbe verlief in viel kürzerer Zeit und mit grosser Präzision. Gleiches Gewicht, gleiche Stückzahl, aber neue Objekte.

Versuch a aus Keller, + 11° C.:

prod. CO_2 0,49, abs. O 1,12, $\frac{CO_2}{O}$ 0,43.

In den Keller zurück und nach einem Tage Versuch b:

prod. CO_2 0,87, abs. O 1,22, $\frac{CO_2}{O}$ 0,71,

nach einem Tage Versuch c: Aufenthalt im Wärmezimmer:

prod. CO_2 0,86, abs. O 1,28; $\frac{CO_2}{O}$ 0,67,

nach einem Tage Versuch d: Aufenthalt im Wärmezimmer:

prod. CO_2 0,89, abs. O 1,28, $\frac{CO_2}{O}$ 0,70,

nach drei Tagen Versuch e: Aufenthalt im Wärmezimmer:

prod. CO_2 0,49, abs. O 1,08, $\frac{CO_2}{O}$ 0,45.

Nachversuch mit der ersten Probe am 4. 2, aufbewahrt im Keller bei Temperatur bis herab auf + 6° C.:

prod. CO_2 0,90, abs. O 0,96, $\frac{CO_2}{O}$ 0,95.

Nachversuch mit der zweiten Probe unter denselben Bedingungen am 10. 2:

prod. CO_2 0,76, abs. O 0,87, $\frac{CO_2}{O}$ 0,87.

Bei beiden Gewichtsabnahme konstatiert: 12,5 und 11 gr. Beide waren teilweise auch äusserlich aus ihrer Ruhe herausgetreten, indem die grosse Mehrzahl der Objekte bereits Stengel zu treiben begann.

Bei Betrachtung der beiden Hauptversuchsreihen ist zunächst zu bemerken, dass ihr zeitliches Auseinanderliegen beabsichtigt gewesen ist: ich wollte wissen, ob später (20 Tage) in Arbeit genommene Objekte einen nennenswerten Unterschied zeigten. Diese

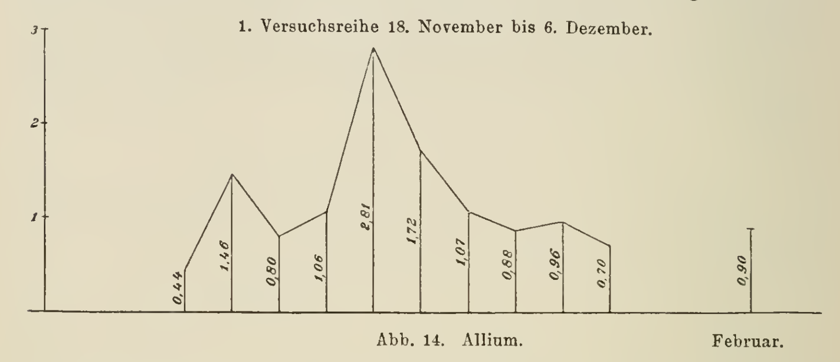


Abb. 14. Allium.

Voraussetzung ist in der Tat eingetroffen, was dadurch bewiesen wird, dass 1) die zweite Reihe nur halb soviel Zeit erforderte, um fast zu denselben Anfangswerten zurückzugelangen und dass 2) die zweite Atmungskurve einen viel niedrigeren und gleichmässigeren Verlauf nahm, als die erste.

Bei beiden Reihen sind die Anfangswerte fast übereinstimmend. Der sonstige Verlauf der Versuche ist sowohl aus den oben angeführten Daten, wie auch aus der Tafel (vergl. Abb. 14 und 15)

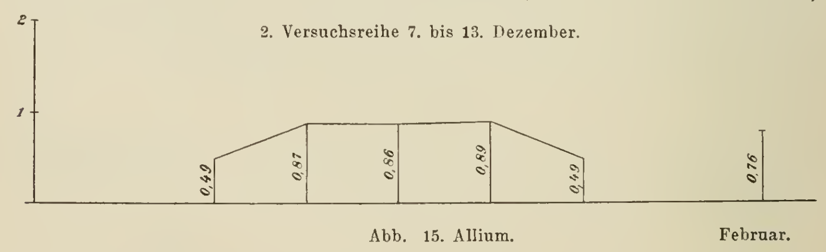


Abb. 15. Allium.

ersichtlich. Als Resultat möchte ich in diesem Falle annehmen, dass auch die Winterruhe verschiedene Phasen hat, welche sich nicht nur in der CO_2-Produktion, sondern auch in der O-Absorption und schliesslich im Werte der Quotienten bemerklich machen. Bei dem Nachversuch Anfang Februar stellte ich bei beiden Proben sogleich eine höhere CO_2-Produktion fest und auch der Quotient $\frac{CO_2}{O}$ erreichte sofort

fast den Wert 1,00, also auch hierin ein Zeichen des Aufhörens der Winterruhe.

Solanum tuberosum[1]). Knollen. (Vergl. Tabelle XIII.)

1. Versuchsreihe 3.—16. November.

Temperaturen dieselbe wie bei Allium, auch die sonstigen Bedingungen. Gewicht 200 gr = 24 Stück. Versuchsdauer 5 Stunden.

Versuch a: aus dem Keller

prod. CO_2 0,66, abs. O 0,84, $\frac{CO_2}{O}$ 0,78.

		prod. CO_2	abs. O	$\frac{CO_2}{O}$
Nach 1 tägigem Aufenth. im Wärmez.	Vers. b:	1,43	1,64	0,87
,, 3 ,, ,, ,, ,,	,, c:	0,99	1,13	0,88
,, 1 ,, ,, ,, ,,	,, d:	0,97	1,14	0,85
,, 1 ,, ,, ,, ,,	,, e:	0,82	1,03	0,80
,, 1 ,, ,, ,, ,,	,, f:	0,67	0,98	0,70
,, 1 ,, ,, ,, ,,	,, g:	0,64	0,98	0,65
,, 4 ,, ,, ,, Keller	,, h:	0,62	0,83	0,74
,, 1 ,, ,, ,, ,,	,, i:	0,89	1,20	0,74
Nachversuch am 4. 2 aus Keller:		0,97	1,26	0,77

2. Versuchsreihe 18. November bis 6. Dezember.

Alle Verhältnisse wie bei der ersten. Neue Objeckte, Gewicht 200 gr = 24 Stück.

Versuch a: aus Keller

prod. CO_2 0,63, abs. O 0,84, $\frac{CO_2}{O}$ 0,75.

		prod. CO_2	abs. O	$\frac{CO_2}{O}$
Nach 1 tägigem Aufenth. im Keller	Vers. b:	1,08	1,11	0,97
,, 4 ,, ,, ,, ,,	,, c:	0,60	0,84	0,71
,, 1 ,, ,, ,, Wärmez.	,, d:	0,89	1,34	0,66
,, 2 ,, ,, ,, ,,	,, e:	0,95	1,11	0,85
,, 3 ,, ,, ,, ,,	,, f:	0,82	1,07	0,76
,, 1 ,, ,, ,, ,,	,, g:	1,44	1,53	0,94
,, 2 ,, ,, ,, ,,	,, h:	0,98	1,24	0,79
,, 4 ,, ,, ,, Keller	,, i:	0,96	1,33	0,72
Nachversuch am 5. 2 aus Keller:		0,88	1,25	0.70

[1] Müller-Thurgau, Landwirtsch. Jahrbücher 1885. Bd. 14, S. 857 u. ff.

Tabelle XIIIa. Objekt. Knollen von **Solanum tuberosum I.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
	3.11.98 132	24	98	200,0	5	24^{60}	52,70	0,35	10,45	0,66	0,84	0,78	seit Ende Okt. im N. K. T. 13,50 C.
nach 1 Tage	4.11.98 133	„	„	„	„	24^{80}	52,30	0,75	9,90	1,43	1,64	0,87	aufbew i. W. Z. T. 24° C.
„ 3 „	7.11.98 134	„	„	„	„	24^{60}	52,52	0,52	10,25	0,99	1,13	0,88	ebenso.
„ 1 „	8.11.98 135	„	„	„	„	„	53,32	0,52	10,40	0,97	1,14	0,85	ebenso.
„ 1 „	9.11.98 136	„	„	„	„	„	50,90	0,42	10,00	0,82	1,03	0,80	ebenso.
„ 1 „	10.11.98 137	„	„	„	„	24^{40}	52,20	0,35	10,30	0,67	0,98	0,70	ebenso.
„ 1 „	11.11.98 138	„	„	„	„	24^{50}	51,68	0,33	10,20	0,64	0,98	0,65	ebenso.
„ 4 „	15.11.98 139	„	„	„	„	24^{80}	51,45	0,32	10,23	0,62	0,83	0,74	aufbew. i. N. K. T. 12,50 C.
„ 1 „	16.11.98 140	„	„	„	„	24^{60}	50,50	0,45	9,83	0,89	1,20	0,74	ebenso.
	4. 2.99 141	dies. Obj., Gewichtsabnahme 12,5 g aufbewahrt im N.K. T. 6—8° C			„	24^{40}	51,05	0,50	9,90	0,98	1,26	0,78	

Tabelle XIII b. Objekt: Knollen von **Solanum tuberosum II.**

Bemerkungen	Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$	Bemerkungen
	18.11.98 142	24	98	200,0	5	24^{80}	47,10	0,30	9,31	0,63	0,84	0,75	s.EndeOkt i N. K.T. b. 2,50 C.
nach 1 Tage	19.11.98 143	„	„	„	„	„	50,70	0,55	9,90	1,08	1,11	0,97	ebenso.
„ 4 „	23.11.98 144	„	„	„	„	24^{40}	50,00	0,30	9,90	0,60	0,84	0,71	ebenso.
„ 1 „	24.11.98 145	„	„	„	„	24^{50}	50,45	0,45	9,75	0,89	1,34	0,66	aufbew. i. W.Z. T. 23,50 C.
„ 2 „	26.11.98 146	„	„	„	„	24^{80}	52,45	0,50	10,25	0,95	1,11	0,85	ebenso.
„ 3 „	29.11.98 147	„	„	„	„	„	48,95	0,40	9,60	0,82	1,07	0,76	ebenso.
„ 1 „	30.11.98 148	„	„	„	„	„	52,00	0,75	9,90	1,44	1,53	0,94	ebenso.
„ 2 „	2.12.98 149	„	„	„	„	„	51,00	0,50	9,90	0,98	1,24	0,79	ebenso.
„ 4 „	6.12.98 150	„	„	„	„	25	51,60	0,50	9,97	0,96	1,33	0,72	aufbew. i. K.F. 11° C.
	5.12.98 151	dies. Obj., Gewichtsabnahme 10,5 g aufbewahrt im N.K. T. 6—8° C			„	24^{50}	52,00	0,46	10,10	0,88	1,25	0,70	

Objekt: Knollen von **Solanum tuberosum III.**

Tag und Nummer des Versuchs	Stückzahl	Jahrgang	Gewicht	Dauer d. Versuchs in Std.	Temperatur in C-Grad	Zur Prfg. entnomm. Luftvol. in Strich.	Verminderg. dieses Volum. d. KOH	Verminderg. dieses Volum. d. $C_6H_3(OH)_3$	Prod. CO_2 i. Volumen-%	Abs. O i. Volumen-%	Q $\frac{CO_2}{O}$
16. 2.99 152	20	weich gewordene	200,0	5	25	45,40	0,30	8,60	0,66	1,78	0,37
17. 2.99 152	aufbewahrt in Frosttemperatur	wie vor		„	„	51,30	0,40	10,00	0,78	1,20	0,65
16. 2.99 154	14	norm. geblieb.	200,0	„	„	50,95	0,55	9,95	1,07	1,10	0,97
17. 2.99 155	„	„	„	„	„	50,40	0,50	9,90	0,99	1,00	0,99

Bei den Knollen (vergl. Abb. 16 und 17) war trotz des zeitlichen Auseinanderliegens der beiden Versuchsreihen ein derartig prägnanter Unterschied in den Resultaten wie bei den Zwiebeln nicht zu beobachten. Namentlich die Werte der zweiten Reihe sind sprunghaft und es lässt sich daher der Überblick am leichtesten

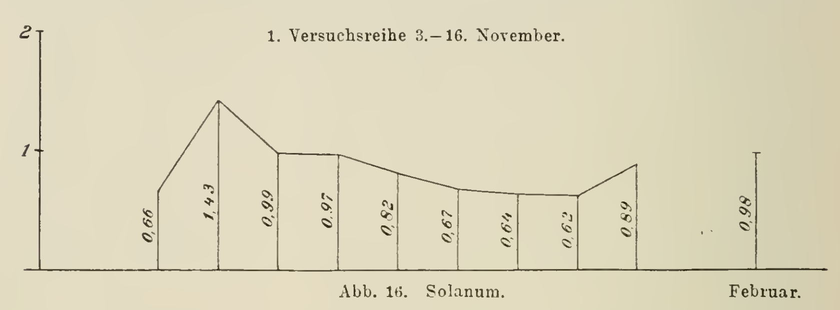


Abb. 16. Solanum.

dadurch gewinnen, indem man das arithmetische Mittel nimmt. Es ergeben sich dann für die erste Reihe folgende Zahlen: CO_2 0,85, O 1,08, $\frac{CO_2}{O}$ 0,78; für die zweite Reihe: CO_2 0,92, O 1,16, $\frac{CO_2}{O}$ 0,79. Das sind gewiss minimale Differenzen, die man durchaus vernachlässigen kann. Die Anzahl der Versuche war in beiden Reihen



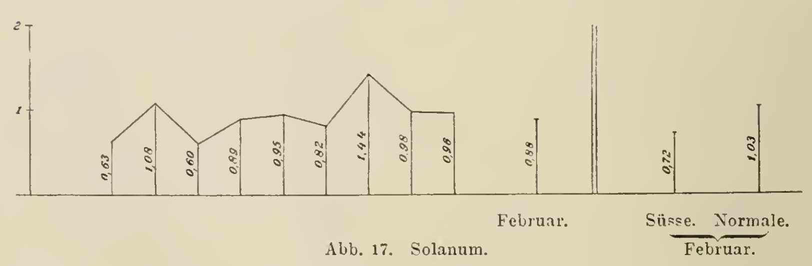


Abb. 17. Solanum.

gleich, die Zeitdauer bei der zweiten Reihe 5 Tage grösser, auch die Anordnung verschieden. In der ersten Reihe blieben die Objekte gleich nach dem ersten Versuch zu dauerndem Aufenthalte im Wärmezimmer. Die Atmungswerte erreichten sofort ihre grösste Höhe, um dann langsam aber stetig auf die Anfangszahlen zurückzusinken. Der Versuch h wäre vielleicht der Ausgangspunkt einer neuen Kurve geworden. Die Anordnung der zweiten Reihe prägte

sich in der sehr unregelmässigen Kurve aus. Nach drei Versuchen, die aus dem Keller heraus gemacht wurden, konnte ich schon wieder die Anfangswerte konstatieren, während nach dem nun folgenden dauernden Aufenthalt im Wärmezimmer dieselben nicht ganz wieder erreicht sind, ausschliesslich des Quotienten.

Die Nachversuche am Anfang Februar stimmten, wie bei den Zwiebeln, auch fast überein und zeigten gegenüber den Anfangswerten der Hauptversuche schon eine Erhöhung, ausgenommen die sich gleichbleibenden Quotienten, sodass die Winterruhe noch bestanden zu haben scheint.

Mitte Februar stellte ich noch einige Proben an mit solchen Objekten, die durch Frost gelitten hatten, und mit normal gebliebenen. Der Zustand der teilweise erfrorenen Kartoffeln ist bekannt: zusammengeschrumpft, weich und wässrig, Geschmack süsslich.

Auch hier sei der in diesem Falle auffallende Unterschied in Durschschnittszahlen angegeben:

süsse Kartoffeln CO_2 0,72, O 1.49, $\frac{CO_2}{O}$ 0,51,

normale Kartoffeln ,, 1,03, ,, 1,05, ,, 0,98.

Die Werte für die letzteren zeigen demnach zu diesem Zeitpunkte den Eintritt der Vegetationsperiode an.

Wir sehen also, dass in der Winterruhe Temperaturerscheinungen vorübergehende Reizwirkung zur Folge haben, wie bei Blättern und Zweigen, sodass wir durch die Atmung Werte erhalten, die einmal auf Temperaturwirkung beruhen, dann aber auch auf den inneren Vegetationszustand zurückzuführen sind.

Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenfrucht

von

Dr. Otto Mezger.

(Von der math.-naturw. Abteilung der Kgl. Techn. Hochschule zu Stuttgart gekrönte Preisschrift.)

Einleitung.

Schon seit länger als einem Jahrhundert ist die Entwicklungsgeschichte der Flechtenfrüchte Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen. Im Laufe dieser Zeit waren an zahlreichen Flechten Organe beobachtet worden, welche schon von den Entdeckern zu der Entstehung der Flechtenfrucht in bestimmte Beziehung gebracht wurden. Jene Organe waren die Spermogonien mit den Spermatien einerseits und andererseits die Carpogone, bestehend aus Askogon und Trichogyn. — Als Hedwig[1] im Jahre 1784 zum erstenmal die in den krugförmigen Spermogonien (Pykniden) erzeugten bakterienartigen Spermatien (Pyknoconidien) beobachtete, sprach er sie als männliche Sexualorgane an und bezeichnete sie als „Flores masculi". — Seinem Beispiel folgte Itzigsohn im Jahre 1850, welcher die Pykniden mit den Antheridien und die Pyknoconidien mit den Spermatozoiden höher organisierter Kryptogamen verglich. Tulasne wählte für diese Gebilde die noch jetzt am meisten gebräuchlichen schon oben erwähnten Bezeichnungen: „Spermogonien bezw. Spermatien", obgleich er weniger als später Lindsay geneigt war, diese Gebilde als männlichen Sexualapparat

[1] Hedwig: Theoria generationis et fructationis plant. crypt. Linnaei. Petrop. 1784. Edit. I, p. 120—125.

anzusprechen. Während nun anfangs die Deutung der Spermatien als männliche Organe mehr oder weniger nur auf Vermutungen, später auf Analogieschlüssen beruht hatte, erhielt die Sexualitätshypothese durch die Beobachtungen Stahls[1] an Collema eine solidere Grundlage. Ausser den spermatienführenden Spermogonien hatte nämlich dieser Forscher bei Collema eigentümliche, aus gewöhnlichen Hyphen unweit der Thallusoberfläche entstehende Gebilde beobachtet, die er als Carpogone bezeichnete. Der untere, grosszelligere, aufgerollte Teil, das Askogon, setzt sich in einem dünneren Thallusfaden, das Trichogyn, in gerader Richtung nach der Thallusoberfläche zu fort und ragt mit seiner Spitze, der Trichogynendzelle, ein wenig über die Thallusoberfläche hinaus. Der Umstand nun, dass an der klebrigen Spitze des Trichogyns gewöhnlich Spermatien haften, veranlasste Stahl, dieses Askogon mit dem Trichogyn als weiblichen Sexualapparat zu deuten und aus dem Anhaften der Spermatien auf einen hier vor sich gehenden Sexualakt zu schliessen. Das letzte Glied in der Beweisführung für die Sexualität fehlte freilich auch jetzt noch: es gelang Stahl nicht, die Kopulation zwischen Spermatien und Trichogyn beobachten zu können.

Während bei Collema das Trichogyn abstirbt, entwickelt sich aus dem Askogon durch lebhafte Sprossung das sogenannte askogene Hyphengewebe, aus dem hinwiederum allmählich sich die ersten Schläuche des künftigen Apotheciums zu entwickeln beginnen, während die Paraphysen durch Sprossung aus den ein solches Fruchtprimordium zunächst umgebenden vegetativen Hyphen entstehen.

Die Stahlschen Beobachtungen wurden bekanntlich in der Folge von verschiedenen Forschern bestätigt. Die Anschauung wurde immer allgemeiner, dass mit grosser Wahrscheinlichkeit ein Sexualakt als Grundlage der Flechtenfruchtentwicklung, wenigstens bei Collema, anzunehmen sei. Als jedoch A. Möller[2] ein Jahrzehnt später bewiesen hatte, dass die von Stahl, de Bary und anderen als männliche Sexualorgane gedeuteten Spermatien, in geeignete Nährlösungen gebracht, genau wie Conidien zu keimen

---

[1] Stahl, E, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Leipzig 1877. Heft 1 und 2.

[2] Möller, Alfred, Über die Kultur flechtenbildender Askomyceten ohne Algen. Münster i. W. 1887.

vermögen, geriet die Annahme, dass die Flechtenfrüchte einem Sexualakt ihr Entstehen verdanken, wieder stark ins Wanken, zumal, wenn auch nur in zwei Fällen, Hedlund[1] auch unter natürlichen Verhältnissen die Auskeimung von Spermatien, ja sogar ihre Entwicklung bis zur Thallusbildung beobachtete. Ferner sprachen die Resultate der Untersuchungen von Krabbe[2], Fünfstück[3] und Lindau[4] dafür, dass in anderen Fällen die Flechtenfrüchte auf rein vegetativem Wege entstehen. Andererseits meint Harper[5] durch seine Beobachtungen an Sphaerotheca die Sexualität der Askomyceten, welche ja hier heranzuziehen sind, nachgewiesen zu haben. Eine eigenartige Auffassung des Carpogons bezw. Trichogyns hat neuerdings Lindau auf Grund seiner Untersuchungen an der Gattung Gyrophora vertreten. Der genannte Autor spricht dem Trichogyn jede sexuelle Bedeutung ab und betrachtet es als ein rein vegetatives, die Lockerung der Rindenschicht bezweckendes Organ. Er schlägt deshalb an Stelle des bisher gebräuchlichen Namens „Trichogyn" die Bezeichnung „Terebratorhyphe" vor. Ich habe mich nicht dazu entschliessen können, in der folgenden Darstellung die von Lindau vorgeschlagene neue Bezeichnung zu benützen, da mir einerseits die botanische Nomenklatur überreich an speziellen Bezeichnungen zu sein scheint und andererseits nach den neueren Untersuchungen von Erwin Baur, auf die ich sogleich eingehen werde, es mir verfrüht erscheinen würde, mit der Annahme der Bezeichnung Terebratorhyphe für Trichogyn die Sexualitätsfrage als erledigt zu betrachten. In neuester Zeit nun meint Erwin Baur[6] bei einer Collemacee die thatsächliche

---

[1] Hedlund, T., Bot. Centralbl. Band LXIII, p. 9.

[2] Krabbe, G., Entwicklung, Sprossung und Teilung einiger Flechtenapothecien. Bot. Ztg. 1882 und „Entwicklungsgeschichte der polymorphen Gattung Cladonia". Leipzig 1891.

[3] Fünfstück, M., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Jahrb. d. Kgl. bot. Gartens und Museums zu Berlin 1884.

[4] Lindau, G., Über die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1888 und „Botanische Untersuchungen", Festschrift für Schwendener: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gyrophora. Berlin 1899.

[5] Harper, Berichte der d. bot. Ges. 1895 u. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1896.

[6] Baur, Erwin, Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Bericht d. D. Bot. Ges. Jahrg. 1898. Band XVI, Heft 10, p. 363—367.

Kopulation von Spermatien mit der Trichogynendzelle beobachtet und ausserdem noch an den Querwänden der tiefer liegenden Carpogonzellen kanalartige Öffnungen gesehen zu haben, welche ihn vermuten lassen, dass der dem an der Trichogynendzelle haftenden Spermatium fehlende Zellkern durch diese Querwände hindurchgewandert sei. Ebenso hat Darbishire[1] vor kurzem bei Physcia pulverulenta ähnliche Beobachtungen gemacht. Sollte sich die Richtigkeit der angeführten Beobachtungen bestätigen, so wird man einen Sexualakt wenigstens bei der Entwicklung des Collema-Apotheciums wohl nicht mehr bezweifeln können. Andererseits darf aber auch als feststehend betrachtet werden, dass bei Flechten, bei denen entweder beides, das Trichogyn und die Spermatien, oder nur eines von beiden fehlt, an einen Sexualakt im bisherigen Sinne überhaupt nicht gedacht werden kann und verweise ich hier auf die Resultate der oben citierten Untersuchungen Krabbes, Fünfstücks und Lindaus.

Übrigens will es mir scheinen, als ob sich die einander entgegenstehenden Ergebnisse der verschiedenen Forschungen in Beziehung auf die sexuelle bezw. asexuelle Entstehungsweise der Apothecien recht wohl in Einklang bringen liessen. Thatsache ist, dass der Flechtenpilz im Verlauf der Symbiose allmählich Eigenschaften erlangt hat, die er höchst wahrscheinlich ursprünglich nicht besass, ich meine die ganz allgemein verbreitete, auffallend reichliche Produktion der sogenannten Flechtensäuren; wenigstens ist bei Pilzen noch niemals bisher eine derartige Säureproduktion beobachtet worden. Man kann sich, von der fraglichen Erscheinung ausgehend, recht wohl vorstellen, dass die Symbiose auch nach anderer Richtung auf die Entwicklung des Flechtenpilzes bezw. des ganzen Flechtenkörpers von abänderndem Einfluss gewesen ist. Ich lasse dahingestellt, ob die Entwicklung der Flechten im Vorwärtsschreiten oder im Rückschritt sich befindet, ob speziell in Bezug auf unsere Frage vielleicht alle diejenigen Flechten, die bis jetzt nur eine ungeschlechtliche Fortpflanzung aufweisen, allmählich der Sexualität entgegengehen und vielleicht zuerst nur eine zweite Art von Sporen darstellende Spermatien erzeugen, die aber, sobald ein weiblicher Sexualapparat in Gestalt des Carpogons zur Aus-

[1] Darbishire, Pringsh. Jahrb., Band XXXI.

bildung gelangt, zu männlichen Sexualorganen zu werden vermögen, oder aber, ob das Umgekehrte der Fall ist, dass nämlich ursprünglich bei allen Flechten Sexualapparate zur Ausbildung gelangt waren, dass so vielleicht ein phylogenetischer Rückschritt im Laufe der Zeit stattfand und zunächst die normale, vollständig funktionsfähige Ausbildung nur des einen Sexualapparates unterblieb, z. B. des weiblichen; hiedurch würden naturgemäss auch die Spermatien funktionslos werden. Bevor jedoch der phylogenetische Rückschritt soweit geht, dass ihre Ausbildung überhaupt ebenfalls ganz unterbleibt, hätten sie Keimfähigkeit erlangt, sie würden somit eine zweite Art von Sporen darstellen.

Aus vorstehenden Erwägungen ergibt sich, dass es für die Entscheidung der schwebenden Fragen von grösstem Wert sein muss, die Art und Weise der Anlage der Flechtenfrüchte an möglichst vielen Arten verschiedener Gattungen kennen zu lernen. Ich beschloss deshalb, mich dieser Aufgabe an Flechten zu unterziehen, welche bisher in der fraglichen Richtung noch von keiner Seite näher untersucht worden sind. — Die nachstehend mitgeteilten Untersuchungen wurden im Sommersemester 1900, im Wintersemester 1900/1901 und im Sommersemester 1901 im botanischen Institut der K. Techn. Hochschule zu Stuttgart ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. M. Fünfstück, sage ich für die bereitwillige Unterstützung und die manigfachen Ratschläge, die er mir bei meiner Arbeit zu teil werden liess, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank. Ebenso fühle ich mich gedrungen, dem Vorstand des chemischen Laboratoriums Herrn Professor Dr. C. Hell für die Bereitwilligkeit zu danken, mit welcher er mir sein Laboratorium zu im Laufe der Zeit sich als nötig erweisenden Untersuchungen in chemischer Beziehung zur Verfügung stellte:

Ich wende mich nunmehr der Darstellung meiner Untersuchungsergebnisse zu.

1. Solorina saccata. L.

Der Thallus dieser heteromeren Flechte lässt deutlich drei Schichten erkennen: eine Rinden-, eine Gonidien- und eine Markschicht. Die Hyphen der Markschicht unterscheiden sich von denen der Rinde nur dadurch, dass sie in ihrer Gesamtheit durch ihren

Gehalt an Luft erheblich dunkler gefärbt bezw. undurchsichtiger erscheinen als jene, auch sind die Rindenhyphen und die des Substrates manchmal von bräunlicher Farbe. Die Gonidienschicht zeigt in ihrem Verlauf durch den Flechtenthallus ziemliche Dichtigkeit, so dass die dazwischen liegenden Hyphen nur bei stärkerer Vergrösserung deutlich erkannt werden können. Die Gonidienschicht unter noch nicht ganz fertig entwickelten Apothecien besitzt dagegen ein viel lockereres Gefüge, es lassen sich hier schon bei fünfzigfacher Vergrösserung hellere Stellen zwischen den einzelnen Gonidiengruppen wahrnehmen.

Ich schicke voraus, dass ich bei allen Flechten, welche ich in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen habe, in Bezug auf die Auffindung der jüngsten Fruchtanlagen zunächst von der Beobachtung fertig entwickelter Apothecien ausging. Während nun, wie oben erwähnt, bei nur halbfertig entwickelten Apothecien, wo die Ausbildung der Schläuche erst im Anfangsstadium sich befand, die Gonidienschicht in ihrem Verlaufe unter dem Apothecium durch hellere Stellen unterbrochen war, fand ich bei besonders grossen, vollständig mit reifen Schläuchen durchsetzten, also fertig entwickelten Apothecien die Gonidienschicht weit weniger in ihrem Verlaufe durch hellere Stellen unterbrochen, ja meist lief sie beinahe in derselben Breite und Dichtigkeit unter dem Apothecium hin wie im übrigen Thallus. Das Material, welches mir bei der Untersuchung dieser Flechte zur Verfügung stand, sammelte ich selbst in der Gegend von Beuron im Donautal, wo diese Flechte — allerdings nur an einzelnen Standorten — ziemlich häufig und reichlich fruchtend anzutreffen war. Bei der näheren, der eigentlichen Untersuchung vorausgehenden Betrachtung meines Materiales fiel mir zunächst der Umstand auf, dass neben den zahlreichen in den Thallus eingesenkten Apothecien, von denen die Flechte bekanntlich ihren Species-Namen „saccata“ erhielt, auch einzelne emporgewölbte Früchte auftraten. Wie eben erwähnt, fand ich die konvex gewölbten Früchte im allgemeinen in verhältnismässig geringer Zahl, ausnahmsweise beobachtete ich aber auch das Umgekehrte: an einem ca. 7 Quadratcentimeter grossen Lappen von demselben Standort traf ich ausschliesslich emporgewölbte Apothecien von verschiedenster Grösse an, zwischen denen auch nicht ein einziges eingesenktes zu finden war. Im Hinblick auf analoge Beobach-

tungen bei anderen Flechten lag die Annahme nahe, dass dieser Dimorphismus der Apothecien davon herrühren könne, dass bei dieser Flechte ein und dieselbe Alge vielleicht mit zwei verschiedenen Pilzen eine Symbiose eingegangen habe. Die Untersuchung der Sporen, Paraphysen etc. in den verschiedenen Früchten lehrte indes, dass eine solche Doppelsymbiose im höchsten Grade unwahrscheinlich ist. Trotz sorgfältiger Untersuchung eines reichen einschlägigen Materiales konnte ich weiter nichts feststellen, als dass eben die Entwicklung und die damit verbundene Wölbung der beiden Apothecienformen genau in der entgegengesetzten Richtung, bei den meisten nach abwärts, bei einzelnen nach aufwärts erfolgte. Einen triftigen Grund für die beschriebene Erscheinung konnte ich nicht ermitteln.

Um nun zum Fruchtprimordium der Apothecien zu gelangen, ging ich zunächst daran, mediane Querschnitte durch solche Apothecien herzustellen, bei denen zwar die Paraphysenbildung schon in vollem Gange war, die Schlauchbildung aber noch nicht begonnen hatte. In solchen Fällen lässt sich schon bei fünfzigfacher Vergrösserung ganz deutlich erkennen, dass die Gonidienschicht weit weniger dicht und häufig, namentlich in der Mitte der Anlage von farblosen Zellen und Zellreihen, zwischen denen einzelne gelbgrüne Gonidien liegen, unterbrochen ist. Bei stärkerer Vergrösserung erweisen sich diese Zellen als stark lichtbrechend, von auffallend grosser kugelig-blasiger Gestalt und meist in Sprossung befindlich; einzelne derselben zeichnete ich mit Hilfe der Camera bei 1300facher Vergrösserung (cf. Fig. 1); die Gesamtansicht einer solchen Anlage ist in Fig. 2 bei 300facher Vergrösserung dargestellt. Diese Fruchtanlage selbst war auf der Thallusoberfläche leicht mit blossem Auge als braunes rundliches Fleckchen ersichtlich gewesen, welcher Umstand mich veranlasste, noch jüngere Entwicklungsstadien auf der Thallusoberfläche mit der Lupe aufzusuchen. Die Stellen nun, an denen ich derartige gelbbraune rundliche Flecken hatte erkennen

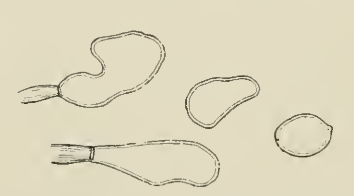


Fig. 1. Einzelne, teils in Sprossung befindliche, teils sich zur Sprossung anschickende Askogonzellen aus dem Innern einer jüngeren Fruchtanlage von Solorina saccata, bei der die Paraphysenbildung zwar bereits in vollem Gange war, die Schlauchbildung aber noch nicht begonnen hatte. $\frac{1300}{1}$.

können, welche mich das Vorhandensein von Fruchtprimordien vermuten liessen, präparierte ich vorsichtig heraus und fertigte von diesen Thallusstücken Schnittserien an, welche ich für die mikroskopische Untersuchung immer in der richtigen Reihenfolge auf dem Objektträger anordnete.

Die geschilderte Präparationsmethode führt sicher zum Ziel, stellt aber an die Geduld erhebliche Anforderungen; oft hatte ich anstatt eines Fruchtprimordiums einen durch äussere Verletzungen entstandenen bräunlichen Fleck mühsam durch Querschnitte erschlossen, jedoch gelang es mir auch, junge Apothecien zu treffen, bei denen die Paraphysenbildung eben gerade begann. An solchen Schnitten war schon bei schwacher Vergrösserung wieder eine grosse lichte Stelle in der Gonidienschicht zu beobachten, die sich bei stärkerer Vergrösserung wieder als aus jenen grossen in Teilung und Sprossung befindlichen stark lichtbrechenden Zellen bestehend erwies, wie ich sie in Fig. 1 abgebildet habe. Zwischen diesen Zellen lagen ganz vereinzelte gelbgrüne Gonidien von ganz verschiedener Grösse, während links und rechts von der in Rede stehenden jungen Anlage das Gonidienband in unveränderter Breite und Dichtigkeit weiterlief. Die ganze Anlage erwies sich im Umriss als beinahe kreisrund, nur nach oben zu etwas abgeflacht; nach unten ragte die Ausbuchtung auch noch in die unter der Gonidienzone gelegenen Schicht luftführender Hyphen hinein, so dass auch hier noch einzelne dieser stärker lichtbrechenden Zellen vermischt mit vereinzelten eingeklemmten Gonidien zu erkennen waren. Aus diesem luftführenden Hyphengewebe bildet sich mit der allmählichen Entwicklung des Apotheciums eine die junge Anlage wohl zum Schutze umgebende paraplectenchymatische Rinde, welche sich, wie sich an Querschnitten durch vollständig entwickelte Apothecien

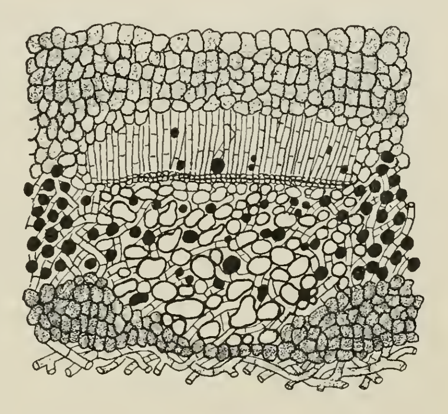


Fig. 2. Querschnitt durch eine junge Fruchtanlage von Solorina saccata. Die Paraphysenbildung aus den die Askogone überlagernden Fasern hat bereits begonnen. $\frac{300}{1}$.

leicht erkennen lässt, nicht seitwärts in den Thallus fortsetzt, sondern nur die Fruchtanlage nach unten zu umgibt. Diese paraplectenchymatische Rinde ist in fertig entwickeltem Zustand etwa zweimal so stark als die obere Thallusrinde; nach der Thallusoberfläche zu schliessen sich an die stark lichtbrechenden grossen Zellen die im Entstehen begriffenen Paraphysen an, zwischen denen ebenfalls einzelne emporgeschobene, gelblich gefärbte, also jedenfalls im Absterben begriffene Gonidien eingelagert sind. Es sei schon an dieser Stelle bemerkt, dass die oben beschriebenen grossen Zellen mit dem stark lichtbrechenden Inhalt zweifellos als Askogone zu betrachten sind, wie man sie schon seit geraumer Zeit von einer ganzen Reihe von Flechten kennt. Während nun Erwin Baur[1]) bei Collema crispum beobachtete, dass vegetativ werdende Carpogone sich an der Paraphysenbildung beteiligen, konnte ich bei Solorina saccata mit völliger Sicherheit einen wesentlich abweichenden Modus der Paraphysenbildung feststellen. Hier werden nämlich die kurzgliedrigen Rindenfasern, welche die Askogonzellen überlagern, durch interkalare Streckung und spätere Sprossung zu Paraphysen. Der Entwicklungsgang derselben stimmt bis auf alle Einzelheiten mit demjenigen überein, wie ihn Fünfstück für Peltigera eingehend beschrieben hat. Auch für Solorina saccata gilt der bekannte Schwendenersche Satz, dass das schlauchbildende Gewebe von dem paraphysenbildenden schon von Anfang an getrennt sein kann.

Da sich nun eine solche, bereits Paraphysen enthaltende Anlage auf der Oberfläche des Thallus mit unbewaffnetem Auge nur gerade noch als gelbbraun gefärbter winziger Punkt zu erkennen gegeben hatte, so kam ich zu der Überzeugung, dass mir, wenn ich noch jüngere Anlagen finden wollte, nichts anderes übrig bleibe, als den Thallus der Flechte in grösserer Ausdehnung successive auf Querschnitten durch denselben abzumustern. Da aber bei Solorina saccata die Apothecien nicht etwa bloss an bestimmten Stellen wie z. B. bei Peltigera nur am Rande der Thalluslappen angelegt werden, so darf es nicht Wunder nehmen, wenn ich gar viele vergebliche Schnitte zu führen hatte, ehe ich zu brauchbaren Ergebnissen gelangte. Das einzige Anzeichen, welches mir in diesem

[1] l. c., p. 364.

Falle für das eventuelle Vorhandensein von Fruchtprimordien an die Hand gegeben war, blieben die durch die Fruchtanlagen in der Gonidienschicht erzeugten helleren Stellen. Im Verhältnis zu der Anzahl der zu diesem Zwecke angefertigten Schnitte gelang es mir nur in ganz wenigen Fällen die jüngsten Stadien der Fruchtentwicklung zu beobachten.

Wohl fand ich an verschiedenen Stellen jüngere Anlagen, allein sie waren immer schon soweit entwickelt, dass sie sich unten und oben bereits über die Gonidienschicht hinaus erstreckt hatten, und die Anlage als solche schon bei schwacher Vergrösserung leicht zu erkennen war. Am äusseren Rande einer solchen fast kreisförmigen Anlage — bei älteren sogar noch zwischen den Paraphysen — konnte man deutlich viele zerstreute durch die Ausdehnung der Anlage nach unten und oben an die Peripherie gedrängte, gelbgrün gefärbte, also jedenfalls im Absterben begriffene Gonidien beobachten. Das innere einer Frucht in dem in Rede stehenden Stadium der Entwicklung selbst, bei 1000facher Vergrösserung betrachtet, war von einem unregelmässig verflochtenen Knäuel kleinerer und grösserer blasenartiger Zellen von stark lichtbrechendem Inhalt erfüllt, zwischen denen einzelne Gonidien eingekeilt lagen. Mit Jodtinktur, Chlorzinkjodlösung und Jodjodkaliumlösung färbten sich diese Zellen, welche sich bei näherer Untersuchung meistens als in Sprossung befindlich erwiesen, kaum merklich dunkler braun als die gewöhnlichen Hyphen.

In Bezug auf die zwischen diese Fruchtprimordien eingeschlossenen Gonidien, die an und für sich durch ihr blasses Grün manchmal kaum als solche erkenntlich sind, sich aber mit Chlorzinkjodlösung behandelt durch die Violettfärbung ihrer Membran unzweideutig als solche erwiesen, habe ich dieselbe Beobachtung gemacht wie Krabbe[1] bei der Gattung Cladonia, nämlich, dass wie schon oben erwähnt, diese Algenzellen nicht bloss merklich weniger frisches Grün, sondern mehr gelbliche Farben zeigen und dass sie sich ausserdem durch ihre Grössenverhältnisse erheblich von den anderen normalen im ununterbrochenen Gonidienband anzutreffenden unterscheiden, denn zuweilen waren diese einge-

---

[1] Krabbe, G., Entwicklungsgeschichte der polymorphen Gattung Cladonia. Leipzig, 1891, p. 26.

schlossenen Algenzellen nur kaum halb, meistens mehr als doppelt so gross, nie aber gleichgross wie die normalen. Ich schliesse mich in dieser Beziehung vollständig der Meinung Krabbes an, denn zweifelsohne werden diese zwischen den Fruchtprimordien eingeschlossenen Algenzellen vielleicht gerade durch diesen Einschluss vor ihrem Absterben noch zu einem intensiveren Wachstum gereizt, welches sich zunächst durch eine starke Zunahme des Umfangs, zuletzt aber durch eine bei einzelnen noch zu stande kommenden Teilung in kleinere Tochterzellen zu erkennen gibt. Es ist in dieser Beziehung hier auch hinzuweisen auf die bekannten Beobachtungen Stahls[1] an den Hymenialgonidien bei Endocarpon pusillum und anderen Arten und Neubners[2] an den Gonidien der Calicieen.

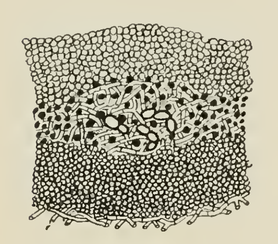


Fig. 3. Jugendliche Askogone von Solorina saccata in der unteren Hälfte der Gonidienschicht, das jüngste zur Beobachtung gelangte Stadium eines Fruchtprimordiums darstellend: Die Askogone zeigen noch keine Neigung zur Sprossung, von Paraphysenentwicklung ist noch nichts zu bemerken. $\frac{150}{1}$

Das jüngste Stadium eines Fruchtprimordiums, welches mir aufzufinden gelang, traf ich im untersten Teil der Gonidienschicht sitzend an. Es bestand aus wenigen grossen, in intensiver Entwicklung befindlichen Zellen, welche sich rosenkranzartig aneinander reihten (cf. Fig. 3, 150 fach vergrössert); sie zeichnen sich durch grösseres Lichtbrechungsvermögen aus und unterscheiden sich so sehr von ihrer Umgebung, dass sie auf den ersten Blick als etwas Besonderes auffallen. Die zunächst zu lösende Aufgabe besteht in der Beantwortung der Frage, ob die fraglichen Zellen, von denen zweifelsohne die Fruchtentwicklung ausgeht, in entwicklungsgeschichtlicher und physiologischer Hinsicht gleichartig sind oder ob sie Verschiedenheiten erkennen lassen. Rein äusserlich genommen stimmen sie auf das genaueste mit den Gebilden überein, wie sie Fünfstück bei Peltigera und Nephroma beobachtet hat; der genannte Autor betrachtet sie dort als funktionslos gewordene, rudimentäre weibliche Sexualorgane, eine Auffassung, welcher sich Krabbe und andere Forscher als der ungezwungensten Deutung angeschlossen haben. Jene Hyphen

---

[1] l. c., Heft II.

[2] Neubner, Beiträge zur Kenntnis der Calicieen, in „Flora" 1883.

werden seitdem als Askogone angesehen und ich nehme keinen Anstand, auch die bei Solorina saccata von mir aufgefundenen Gebilde als solche anzusprechen. Im Hinblick auf die Baurschen Beobachtungen[1] an Collema kommt indes die Möglichkeit in Betracht, dass die Zellen, von welchen die Fruchtentwicklung ihren Ausgang nimmt, vielleicht verschiedene Kerne enthalten. Meine Untersuchungen führten jedoch in dieser Hinsicht zu einem völlig negativen Resultate: ich fand in jenen Zellen bei Solorina saccata überhaupt niemals organisierte Gebilde, welche als Kerne im Sinne Baurs hätten gedeutet werden können. Ferner bot die morphotische Ausgestaltung der Anlagen niemals einen Anhaltspunkt, welcher auf eine sexuelle Differenzierung hingewiesen hätte. Wenngleich nun etwas ältere Anlagen auch noch in dem luftführenden Hyphengewebe, das sich im Thallus an die Unterseite der Gonidienschicht anschliesst, solche Askogonzellen erkennen lassen (cf. Fig. 2), so gehen diese Zellen keineswegs aus jenem Gewebe hervor, denn die anfängliche Ausdehnung der Fruchtprimordien erfolgt zunächst vorwiegend in horizontaler Richtung, erst später macht sich eine intensivere Wachtumsrichtung nach der Thallusoberfläche zu geltend.

Ferner lag das jüngste Stadium, dessen Auffindung mir gelang, niemals unter, sondern stets nur im unteren Teile der Gonidienschicht. Die fraglichen Gebilde sind somit als zusammengehörig und als gleichartig zu betrachten. An dem jüngsten von mir aufgefundenen Stadium der Fruchtentwicklung wie auch an weiter in der Entwicklung fortgeschritteneren ist endlich nirgends ein Vorgang, wie Copulation etc. zu beobachten, welcher die Deutung eines Sexualaktes zuliesse. Die einzelnen Fruchthyphen entwickeln sich vielmehr rein vegetativ aus den in der Gonidienschicht liegenden Hyphen, sie entspringen aus nebeneinander liegenden Basalzellen. Ihre in die Augen fallende Kurzgliedrigkeit erlangen sie durch intercalare Teilungen, sie wachsen getrennt zunächst aufwärts, später, wie sich an älteren Anlagen leicht verfolgen lässt, dehnen sie sich seitlich und auch abwärts aus durch intensive Sprossung. Die Askogonzellen zeigen verhältnismässig lange andauerndes lebhaftes Wachstum und Vermehrung durch Teilungen. Auf

---

[1] l. c., p. 363 ff.

diese Weise erlangen die Anlagen beträchtliche Ausdehnung, bevor ein neues Stadium der Entwicklung einsetzt. Endlich sprossen aus den Askogonzellen feinere Seitenzweige hervor, welche sich überaus reich verzweigen und so in sehr kurzer Zeit ein sehr dichtes, unentwirrbares, zartes Hyphengeflecht, das sogenannte askogene Gewebe bilden, aus welchen schliesslich die Schläuche hervorgehen. In dem Grade, in welchem die Entwicklung des askogenen Hyphengewebes fortschreitet, kollabieren die Askogonzellen, so dass man letztere sehr bald nur noch vereinzelt und stetig undeutlicher, schliesslich überhaupt nicht mehr beobachten kann.

Die Verfolgung des weiteren Verlaufs der Fruchtentwicklung liegt ausserhalb des Bereiches der Aufgabe, die ich mir gestellt hatte.

Wie sich aus der vorstehenden Darstellung ergibt, repräsentiert Solorina saccata einen Typus der Fruchtentwicklung, welcher sich von demjenigen von Collema ganz wesentlich unterscheidet, dagegen mit dem Peltigeratypus völlig identisch ist: Spermatien fehlen, Trichogyne kommen nicht mehr zur Entwicklung, sondern nur noch Askogone. Während bei Collema nach den bekannten älteren Beobachtungen Stahls, namentlich aber Baurs [1] aus der jüngsten Zeit „die Weiterentwicklung der Carpogone zu Apothecien an das gleichzeitige Vorhandensein von Spermogonien mit Spermatien gebunden zu sein scheint“, verläuft die Entwicklung der Askogone zu Apothecien bei Solorina saccata von Anfang bis zu Ende rein vegetativ. Bei Collema crispum nehmen nach Baur die unbefruchteten Carpogone an der Apothecienbildung nicht teil, sondern bilden sich zurück. Bei Solorina saccata dagegen sind Befruchtungsvorgänge, wie sie für Collema crispum wahrscheinlich sind, völlig ausgeschlossen, trotzdem entstehen aus den Askogonzellen schliesslich die Apothecien.

2. Acarospora glaucocarpa Wbg.

Das Material, welches mir zur Untersuchung dieser Krustenflechte zur Verfügung stand, stammt aus dem Gebiete der schwäbischen Alb und zwar ebenfalls aus der Umgegend von Beuron im Donautal. — Von der Flechte selbst, welche auf Kalk vorkommt, ist an den Standorten bei trockenem Wetter trotz ihres ausge-

[1] l. c., p. 365.

sprochenen epilithischen Charakters nicht viel zu bemerken: Der thallodische Teil der Flechte ist in der Regel nicht sehr entwickelt und in trockenem Zustande wie die Früchte nur unscheinbar in der Färbung; erst beim Befeuchten färbt sich der Thallus grün und wird dadurch auffälliger; zugleich geht die mattbraune Farbe der Apothecien in ein lebhafteres Rotbraun über.

Um die Entwicklungsgeschichte der in ziemlich grosser Anzahl vorhandenen Apothecien klarlegen zu können, versuchte ich anfangs mit dem Messer dünne Splitter des jedenfalls durch die Einwirkung dieser Flechte ziemlich gelockerten Gesteines loszulösen, jedoch gelang es mir infolge der Grobkörnigkeit des Gesteines schlecht, einzelne zusammenhängende Teile des Thallus unzerbrochen herauszupräparieren und liessen sich diese auch aus demselben Grunde nicht mit dem Rasiermesser schneiden; deshalb griff ich zu Hammer und Meissel, um auf diese Weise stärkere und grössere Splitter unzerbrochen loszubekommen, was mir nach einigen vergeblichen Versuchen auch ziemlich gut gelang. Um nun den Thallus vom Gestein loslösen zu können, behandelte ich die losgetrennten Splitter zunächst mit verdünnter Salzsäure, worin sich die Gesteinspartikelchen allmählich lösten. Alsdann wusch ich den auf diese Weise isolierten Thallus gut mit lauwarmem destillierten Wasser, dem ich zur Neutralisation der anhaftenden Salzsäure etwas Natriumcarbonat zugesetzt hatte und liess den Thalluslappen zuletzt noch einige Zeit in kaltem Wasser liegen, um auch die eventuell ihm noch anhaftenden Spuren von Soda wieder zu entfernen.

Ich schicke hier voraus, dass sowohl bei dieser Flechte, als auch bei der nachher beschriebenen Verrucaria calciseda sich eine derartige Behandlungsweise als unumgänglich notwendig erweist, da sonst weder mit dem Rassiermesser noch Mikrotom brauchbare Schnitte erhalten werden können. Übrigens wird durch dieses ziemlich energische Verfahren die Struktur der Zellen in keiner Weise verändert und erweisen sich sogar in den Zellen enthaltene Verbindungen, welche die an späterer Stelle beschriebenen Reaktionen mit den Amidokörpern bedingen, als gegen den Einfluss sowohl der lösenden Salzsäure als auch der dieser wiederum neutralisierenden Soda vollständig unempfindlich.

Der Thallus erwies sich bei beiden Flechten — sowohl bei Acarospora als auch bei Verrucaria — nach dieser Behandlung

als ziemlich zerbrechlich; ich musste ihn deshalb, um zusammenhängende Schnitte erhalten zu können, erst mit etwas Gummischleim und Glycerin behandeln und dann fast lufttrocken werden lassen, ehe ich mit dem Schneiden beginnen konnte.

Um zu jungen Apotheciumanlagen zu gelangen, blieb mir auch hier nichts anderes übrig, als den Thallus durch konsekutive Querschnitte zu zerlegen, ein Verfahren, welches bei der sehr dicht gedrängten Anlage der fertig entwickelten Apothecien entschiedene Aussicht auf baldigen Erfolg versprach. Thatsächlich gelang es mir auch verhältnismässig leicht, jüngere Fruchtanlagen aufzufinden, bei denen die Ausbildung der Paraphysen bald mehr bald weniger vorgeschritten war. Zwischen den einzelnen Paraphysen waren auch hier wieder vereinzelte, gelbgrün gefärbte, bald auffallend grosse, bald sehr kleine Gonidien zu erkennen und bei stärkerer Vergrösserung liessen sich im Innern selbst bei schon vorgeschrittenen Anlagen deutlich Reste von sehr grossen, in Teilung begriffenen, stark lichtbrechenden Zellen erkennen. In einigen Zellen fand ich an verschiedenen Stellen des Thallus noch jüngere Stadien des Fruchtprimordiums in Form von sehr grossen Askogonzellen; in einem Falle traf ich (cf. Fig. 4) dieselben schon in ziemlicher Ausdehnung und Teilung begriffen an, während ich in dem in Fig. 5, bei 300facher Vergrösserung abgebildeten Stadium die Urzellen des Askogons gefunden zu haben glaube. Aus den beiden Abbildungen ist leicht ersichtlich, dass bei Fig. 5 die Urzelle rein vegetativ aus einer gewöhnlichen Hyphe entstanden ist, während die Abbildung 4 zeigt, dass hier die Askogone sich einfach durch Sprossung vergrössert haben. Bei beiden Anlagen ist von Vorgängen, die auf einem der Fruchtentwicklung zu grunde liegenden Sexualakt deuten würden, nichts zu entdecken, zumal weder Trichogyne noch Spermogonien mit Spermatien vorhanden



Fig. 4. Jugendliche Askogone von Acarospora glaucocarpa Wbg. in Sprossung und Teilung befindlich. $\frac{280}{1}$



Fig. 5. Sehr junges, aus einem Ast einer gewöhnlichen Thallushyphe in der Gonidienschicht entstandenes Askogon von Acarospora glaucocarpa Wbg. $\frac{300}{1}$

sind; die Weiterentwicklung der Askogonzellen bis zum Auftreten der Schläuche spielt sich vielmehr in analoger Weise wie bei Solorina saccata ab. Der einzige Unterschied, der sich in der Entwicklungsgeschichte des Flechtenapotheciums von Solorina saccata und Acarospora glaucocarpa bemerkbar macht, ist der, dass die jungen Askogone hier mehr in der Mitte der Gonidienschicht, dagegen dort mehr im unteren Teil derselben zur Ausbildung kommen,

In nachstehendem seien noch kurz die Ergebnisse einiger Versuche über das Verhalten der Askogone und der askogenen Zellreste gegen verschiedene Reagentien und Färbemittel angeführt; mit Jodjodkaliumlösung, Jodtinktur und Chlorzinkjodlösung machte ich zunächst Versuche.

Während sich die Askogonzellen gegenüber den ersten beiden Reagentien kaum merklich anders verhielten als ihre Umgebung, färbten sie sich beim Behandeln mit Chlorzinkjodlösung ziemlich stärker braun als diese.

Von verschiedenen Amidokörpern, welche ich zur Erkennung der Askogonzellen bei dieser Flechte zur Anwendung brachte, erwiesen sich das p. Amidophenol und das p. Anisidin als sehr brauchbare Reagentien. Beide färbten nämlich die ganze Umgebung der Askogone rosa mit schwachem Stich ins Violette, während diese selbst vollständig farblos blieben; die Färbung mit p. Amidophenol war im vorliegenden Falle etwas intensiver violett als die mit p. Anisidin. Ich beschränke mich an dieser Stelle auf diese kurzen Notizen, werde aber an späterer Stelle auf die Bedeutung gewisser Amidokörper als mikrochemische Reagentien zur Kenntlichmachung der Fruchtprimordien ausführlicher zurückkommen.

3. Verrucaria calciseda DC.

Wiederum die Beuroner Gegend, also das Gebiet der schwäbischen Alb war es, welches mir reiches und vorzügliches Material zur Untersuchung dieser Flechte lieferte. Von einer eingehenden Beschreibung des Thallus kann ich absehen und mich darauf beschränken, auf die Angaben Fünfstücks[1] hinzuweisen, die ich bestätigt fand. Bei der grossen Anzahl der vorhandenen Früchte und den kurzen Zwischenräumen zwischen denselben glaubte ich

---

[1] Fünfstück, M., Die Fettabscheidung der Kalkflechten, 1895, p. 206 ff.

anfangs, dass das Auffinden junger Anlagen speziell bei dieser Flechte nicht sehr schwierig sein könnte. — Nachdem ich den Thallus der Flechte in derselben Weise wie bei Acarospora mit Salzsäure vom Gestein getrennt, die überschüssige Säure mit Soda abgestumpft und diese wieder durch reichliches Waschen mit lauwarmem Wasser entfernt hatte, legte ich den Thallus ebenfalls eine Zeit lang in Glycerin-Gummischleim, um den anzufertigenden Schnitten einen grösseren Halt zu verleihen. Anfänglich wählte ich bei der Suche nach Fruchtprimordien keine bestimmten Teile des perithecienreichen Thallus aus, sondern suchte eben an den Schnitten zwischen den fertigen Früchten nach jungen Anlagen, jedoch vergeblich. Es gelang mir erst jüngere Stadien der Fruchtanlagen aufzufinden, als ich mein Augenmerk denjenigen Teilen des Thallusrandes zuwendete, wo derselbe steril zu sein schien. An solchen Stellen des Thallus gelingt es leicht, junge Anlagen anzutreffen, welche, wenn auch der Ausdehnung nach bedeutend kleiner, so doch schon deutlich die zukünftige Form der Perithecien erkennen lassen. Schon durch ihre bräunliche Farbe fallen derartige Anlagen selbst bei ziemlich schwacher Vergrösserung auf; ihre Lage beschränkt sich je nach dem Alter der Anlagen meist auf die Gonidienschicht und die unter derselben liegende Hyphenschicht. Je älter die Anlagen werden, desto mehr nähern sie sich mit ihrem Scheitel der Thallusoberfläche, um schliesslich bei der Reife mit der Mündung der Perithecien die Oberfläche vollends zu erreichen. Bei der Anlage besonders junger Entwicklungsstadien fiel mir auf, dass ihre Querschnittsform mehr die eines an seinen Ecken abgestumpften mit einer der Spitzen nach abwärts gerichteten Dreiecks war, während bei etwas älteren Anlagen schon mehr die runde Form zum Vorschein kam. Was die Lage jener jungen Anlagen betrifft, so fand ich solche, bei denen die Form noch mehr der eines Dreieckes ähnelte, stets ganz in dem Teile des Thallus sitzend, der direkt unter der Gonidienschicht liegt, während die älteren, bereits runden und auch umfangreicheren, schon in die Gonidienschicht hineinragten.

Aus dem mitgeteilten Befund geht hervor, dass die ursprüngliche Anlage der jungen Perithecien unterhalb der Gonidienschicht erfolgen muss. Was die weiteren Beobachtungen anbelangt, welche ich, abgesehen von der Lage und der äusseren Gestalt an den

jungen Preithecien machen konnte, so bestanden dieselben darin, dass die meisten der älteren Anlagen trotz der verhältnismässig dünnen Schnitte, welche bei der lockeren Beschaffenheit des Thallus nur schwer herzustellen sind, nur in wenigen Fällen mehr erkennen liessen als einen dichten Knäuel zarter, eng verschlungener Hyphen, aus denen einzelne grössere, farblose Zellen, welche das Licht stärker brechen, durchschimmerten und die wohl ohne letztere Eigenschaft kaum als solche zu erkennen gewesen wären. Nur einmal gelang es mir, jene grossen Zellen, die ich bei den bisher untersuchten Arten als Askogone angesprochen habe, in vollkommener Weise blosszulegen. Das getroffene Fruchtprimordium war schon etwas älter und die Zellen bereits in Sprossung begriffen. An dem vorhergehenden Serienschnitt durch denselben Teil des Thallus war in dem gleichen Niveau ein dichtes Geflecht von Hyphen zu bemerken, so dass ich also bei beiden Schnitten gerade glücklich zwischen den Askogonzellen und dem diese umhüllenden Hyphengeflecht hindurchgetroffen hatte. (Der wesentliche Teil des fraglichen Präparates ist bei 350facher Vergrösserung in Fig. 6 dargestellt.) Das Verhalten der Askogonzellen gegen Jodtinktur und Jodjodkaliumlösung war dasselbe wie das der Hyphen der Umgebung, nur Chlorzinkjodlösung färbte jene etwas dunkler als diese.

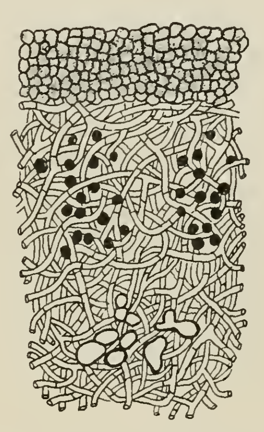


Fig. 6. Jugendliche Fruchtanlage von Verrucaria calciseda im Hyphengewebe unterhalb der Gonidienschicht; Askogonzellen bereits in Sprossung und Teilung befindlich. $\frac{350}{1}$

Auch bei den Fruchtprimordien dieser Flechte erwiesen sich die beiden Amidokörper, das Para-Amidophenol und das Para-Anisidin als zwei geeignete Reagentien, denn beide färbten die Umgebung der Fruchtprimordien schön rosa mit einem Stich ins Violette, während die Askogone selbst vollständig farblos blieben. Bei dem grossen Reichtum an Sphäroidzellen, wie er bei dieser Flechte vorkommt, wäre daran zu denken, dass die von mir beobachteten grossen Zellen verkannte Sphäroidzellen gewesen seien. Die fraglichen Zellen färbten sich jedoch nicht wie jene mit alkoholischer Alkanninlösung rot, enthielten also kein Fett; wohl gelang es mir noch

einigemal anscheinend jüngere Stadien von Fruchtprimordien aufzufinden, in allen beobachteten Fällen war jedoch bereits reichliche Sprossung und Entwicklung des askogenen Hyphengewebes eingetreten, so dass ich nicht anzugeben vermag, ob jenen Sprossungen intercallare Teilungen wie bei Solorina vorausgehen. Ich fand stets einen kleinen dichten Knäuel von Hyphen, welche zwei oder drei schwach durchschimmernde grosse Zellen eng umschlossen hielten. Aus diesem Befund ergibt sich, dass wir es auch hier, wie in den bisher behandelten Fällen, mit Askogonzellen zu tun haben. Auch die jüngsten von mir beobachteten Anlagen liessen keinerlei trichogynähnliche Verbindung nach aussen erkennen, ebensowenig liess sich sonst irgend ein Vorgang, welcher auf einem bei der Entwicklung der Fruchtprimordien vorkommenden Sexualakt hingedeutet hätte, beobachten. Die Fruchtentwicklung verläuft auch hier von Anfang bis zu Ende rein vegetativ trotz des Vorkommens von Spermogonien mit Spermatien. Sie ist von den bisher behandelten Fällen in sofern verschieden, als bei Verrucaria nur relativ wenige Askogonzellen und zwar unterhalb der Gonidienschicht entwickelt werden, aus denen schon sehr früh durch seitliche Sprossungen die sehr zarten und überaus zahlreichen askogenen Hyphen hervorgehen.

4. Imbricaria physodes L.

Das Material, welches mir zur Untersuchung dieser Flechte zur Verfügung stand, entstammte drei verschiedenen Standorten und zwar hatte ich erstens eine grosse Menge dieser Flechte von Schönwald in Baden, wo sie Herr Professor Dr. Fünfstück im August 1899 in einer Höhe von ca. 1050 m gesammelt hatte, zweitens hatte ich selbst im Laufe des Sommers 1900 verschiedene Exemplare dieser Flechte sowohl im württembergischen Schwarzwald bei Wildberg, Oberamt Nagold, in einer Höhe von ca. 510 m, und drittens auf dem Welzheimer Wald in der Gegend von Gschwend in einer Höhe von 520 m gesammelt. Da schon bei oberflächlicher Betrachtung an dem Material von diesen verschiedenen Standorten in Beziehung auf das Stadium seiner Entwicklung und auch sonst einige Unterschiede und Besonderheiten zu bemerken waren, so wende ich mich zunächst einer allgemeinen Beschreibung desselben zu.

Die Exemplare von Schönwald liessen sich nach der äusseren

Gliederung des Thallus leicht in drei Gruppen trennen; ein Teil derselben bewies schon durch sein runzeliges Aussehen und durch den Umstand, dass es ein zusammenhängendes Ganzes ohne jede seitliche Verästelung darstellte, dass es in der Entwicklung zurückgeblieben war; auf seiner Oberfläche war von Apothecien keine Spur zu sehen, es war dafür eine ungeheure Anzahl winzig kleiner schwarzer Punkte zu bemerken etwa von der Grösse, wie sie mit einer äusserst spitzen Feder mittels Tinte auf Papier hervorgebracht werden können.

Ein anderer Teil des Schönwalder Materiales zeichnete sich durch zahlreiche Verästelung aus und machte ohne weiteres den Eindruck gut entwickelter Individuen. An der Thallusoberfläche war von fertig entwickelten Apothecien ebenfalls nichts zu bemerken, dagegen eine grosse Anzahl schwarzer, etwas erhabenere Punkte, die aber etwa viermal grösser waren als die oben erwähnten, an dem verkümmerten Thallus beobachten.

Der dritte Teil des Schönwalder Materials war wie der zweite äusserst kräftig entwickelt, zeigte aber im Gegensatz zu diesem eine grosse Anzahl bald jüngerer, bald älterer, meist in Gruppen zusammenliegender Apothecien, deren Oberfläche hellbraun und etwas eingesenkt erschien. An dem an den beiden niederen Standorten bei ca. 510 und 520 m Höhe gesammelten Material konnte ich so verkümmerte, runzelige Teile des Thallus ohne jede Verästelung nicht beobachten, wie bei dem bei 1050 m gesammelten, sondern das Material von diesen beiden Standorten zeigte einen hohen Grad von äusserer Gliederung, ja einzelne Teile desselben waren mindestens ebenso gut entwickelt wie bei den Schönwalder Exemplaren.

Was nun das Vorkommen der fraglichen Punkte und Apothecien bei diesem Material anbelangt, so konnte ich trotz des massenhaften Vorkommens dieser Flechte an beiden Standorten nur an den Exemplaren, welche ich bei Gschwend in 520 m Meereshöhe gesammelt hatte, einige wenige schlecht entwickelte Apothecien beobachten, während an der Flechte von beiden Standorten überall die grösseren schwarzen Punkte in bedeutender Anzahl zu beobachten waren. An dem gut entwickelten Material von allen drei Standorten beobachtete ich noch ab und zu an einzelnen Thallusästen oft zu mehreren zusammensitzende, blasenförmige, gelb-

braun gefärbte Auftreibungen etwa von der Grösse eines Stecknadelkopfes.

Ich wende mich nun zunächst zur Beschreibung der Untersuchungen, welche ich, um die Entwicklungsgeschichte der Apothecien klarzulegen, angestellt habe.

Auch bei dieser Flechte ging ich wieder davon aus, erst den anatomischen Bau fertig entwickelter Früchte zu studieren, da ich aus ihm wiederum wichtige Schlüsse für die Auffindung von jungen Anlagen ziehen zu können hoffte. An den Querschnitten der zuletzt gymnocarpen Früchte zeigte sich, dass die letzteren eine röhrenförmige, oben breiter werdende Gestalt besitzen, die Gonidienschicht vor der Anlage schmäler wird und sich zu beiden Seiten in die Höhe zieht, ein Umstand, der mich veranlasste, mein Hauptaugenmerk bei der Aufsuchung junger Apothecienanlagen auf event. am Thallus vorkommende Erhöhungen zu richten. Ich unterzog speziell das durch reichliche Fruchtanlagen vorteilhaft sich auszeichnende Schönwalder Material einer genaueren Untersuchung in dieser Hinsicht. Neben den fertig entwickelten Apothecien konnte ich an den gut entwickelten Thallusteilen dieses Materials eine Menge meist farbloser, manchmal aber an der Oberfläche bräunlich gefärbter, bald kleinerer und bald grösserer Erhöhungen beobachten, welche an den verkümmerten Exemplaren fehlten. In der Nähe der reifen Apothecien fand ich selten und dann nur einzelne schwarze Punkte. Ich fertigte durch die vorhin genannten farblosen Erhöhungen Querschnitte an und konnte bei solchen, die an ihrer Oberfläche schon etwas hellbraun gefärbt waren, deutlich erkennen, dass es sich um nichts anderes als junge Fruchtanlagen handelte, bei denen die Paraphysenbildung bereits begonnen hatte. Unter der im Werden begriffenen Paraphysenschicht zeigten sich bei stärkerer Vergrösserung wiederum Reste von grösseren, farblosen, stark lichtbrechenden Zellen. Bei solchen Anlagen war, wie ich schon oben erwähnte, bereits deutlich die spätere röhrenförmige Gestalt des reifen Apotheciums ausgeprägt. Die farblosen grossen Zellen waren nur noch in geringer Anzahl vorhanden, sie befanden sich bereits in lebhafter Sprossung. Um nun zu noch jüngeren Stadien der Fruchtentwicklung zu gelangen, wählte ich mit Hilfe der Lupe solche Teile des Thallus aus, an denen ich mehrere bald grössere, bald kleinere farblose höckerartige Gebilde erkennen

konnte und zerteilte diese Thallusstücke durch Querschnitte, welche ich genau in der Reihenfolge, in der dieselben angefertigt wurden, nebeneinander auf den Objektträger legte. An den bald mit mehr bald mit weniger Glück geführten Schnitten konnte man im Innern der Höcker wiederum die grossen stark lichtbrechenden Zellen beobachten, namentlich waren es die kleineren Höcker von mehr kugeliger Gestalt, in deren Innerem sich dieselben noch als weniger in Sprossung befindlich erwiesen, während in den grösseren, welche schon mehr die durch intercalares Wachstum später röhrenförmig werdende Form zum Ausdruck brachten, diese Zellen selten in jener Grösse, sondern meist schon in Sprossung befindlich erkennen liessen. Das jüngste Stadium eines Fruchtprimordiums, das ich auf dem soeben beschriebenen Wege aufzufinden vermochte, bestand aus drei grossen blasenförmigen Zellen, deren Entstehungsweise durch Sprossung gewöhnlicher Hyphen auf rein vegetativem Wege bei 280facher Vergrösserung leicht zu ersehen war (cf. Fig. 7). Die junge Anlage bietet nur insofern einen Unterschied von den Fruchtprimordien der vorher beschriebenen Flechtenspezies, als dieselben hier mehr im oberen Teil der überhaupt sehr schwachen Gonidienschicht zur Anlage zu kommen scheinen. Von Vorgängen bei der Entstehung dieser Fruchtprimordien, welche einen vorangehenden Sexualakt auch nur vermuten liessen, konnte ich schlechterdings nichts entdecken. Es besteht keinerlei Verbindung der Initialzellen mit der Thallusoberfläche, wie sie bei verwandten Laubflechten von Lindau und anderen in manchen Fällen beobachtet und als Empfängnisapparat gedeutet worden ist. Die Initialzellen selbst zeigen weder in ihrer Form, noch in ihrem Verhalten bei der Weiterentwicklung, irgend etwas, was auf eine sexuelle Differenzierung hinwiese. Gegen die verschiedenen Reagentien und Färbemittel verhielten sich die Askogonzellen ebenfalls völlig gleich: Jodtinktur und Chlorzinkjodlösung färbten dieselben kaum merklich brauner als die Umgebung, während bei Jodjodkaliumlösung ein Unterschied gar nicht zu konstatieren war. Gegen p. Anisidin und p. Amidophenol verhielten sich diese Zellen wie die der vorge-

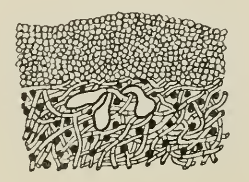


Fig. 7. Sehr junge Askogone von Imbricaria physodes, im obersten Teil der Gonidienschicht aus gewöhnlichen Hyphen entstanden. $\frac{280}{1}$.

nannten Arten, während sich nämlich ihre ganze Umgebung rosa mit einem Stich ins Violette färbte, blieben sie selbst ungefärbt. Die Färbung war bei den beiden letzten Färbemitteln von der gleichen Stärke.

Nachdem ich nun, wie ich glaube, die Entwicklungsgeschichte der Apothecien von Imbricaria physodes klargelegt, bezw. die asexuelle Anlage derselben dargethan habe, gebe ich in nachstehendem die Ergebnisse meiner Untersuchungen wieder, die ich über die oben genannten zweierlei „schwarzen Punkte", die den Lichenologen übrigens schon längst durch Lindsay bekannt sind, und über die blasenartigen hellbräunlichen Auftreibungen angestellt habe. An den durch die fraglichen Gebilde hergestellten Querschnitten liessen sich in dem oberen schwarzen, an der Thallusoberfläche sichtbaren Teilen selbst nach Anwendung der verschiedensten Aufhellungsmittel einzelne Details nicht erkennen, während die schwarze Farbe nach abwärts mehr in ein dunkleres, noch weiter unten in ein helleres Braun überging. In den heller gefärbten Partien liessen sich einzelne teils im Absterben begriffene dunkelbraune, teils schon abgestorbene schwarze Zellen und Zellfragmente erkennen.

Während nun weitaus der grösste Teil dieser grösseren schwarzen Punkte an ihrer Oberfläche einen vollständig aus schwarzen, kohlig gewordenen Zellfragmenten bestehenden, in ziemlich gleichmässiger Stärke über die Anlage dahinlaufenden, nach oben zu gekrümmten Deckel trägt, zeigten einzelne der — von der Oberfläche her betrachtet sich vollständig gleichenden — Punkte ein abweichendes Querschnittsbild, indem sie wohl auch wie jene einen schwarzen, etwas nach aufwärts gekrümmten Deckel trugen, derselbe verlief jedoch nicht, wie bei jenen, in ziemlich gleichmässiger Stärke über der Anlage, sondern zeigte in der Mitte eine der Oberfläche zustrebende kraterförmige Öffnung, wie sie Glück[1] auf Tafel II abbildet.

Abgesehen nun davon, dass schon das ganze Aussehen der Querschnitte der beiden Deckelformen ein ganz verschiedenes war, liessen sich auch im Innern der Gebilde noch einzelne Eigentümlichkeiten feststellen, welche über die einstige Beschaffenheit der

[1] Glück, Hugo, Entwurf zu einer vergleichenden Morphologie der Flechten-Spermogonien. Heidelberg, 1899.

Anlagen einige Auskunft zu geben im Stande waren. Während sich nämlich bei denjenigen, bei denen der Deckel gleichmässig und ohne eine Öffnung verlief, im Innern der winzigen Hohlräume nach Anwendung von Aufhellungsmitteln noch Reste von grösseren, stark lichtbrechenden Zellen fanden, welche sich an ihrer helleren Färbung gegenüber der schwarzen Umgebung deutlich als solche erkennen liessen, konnte ich bei den viel selteneren Anlagen, deren Deckel eine im Entstehen begriffene Austrittsöffnung erkennen liess, im Innern nach Anwendung von Aufhellungsmitteln noch deutlich eine grössere Anzahl wohl entwickelter Conidienträger erkennen. Die geschilderten Unterschiede zwischen den von der Oberfläche aus gesehenen gleichförmigen grösseren schwarzen Punkten fand ich auch bis zu einem gewissen Grade bei den winzig kleinen Punkten, die mir an den gar nicht verästelten, runzeligen, verkümmerten Thallusteilen des Schönwalder Materials auffielen. Während nämlich auch hier weitaus der grösste Teil der schwarzen Pünktchen auf dem Querschnitt einen ganz gleichmässig verlaufenden schwarzen Deckel trug, war an einigen wenigen deutlich eine, wenn auch erst im Werden begriffene, Austrittsöffnung zu erkennen. Das innere dieser winzig kleinen Punkte liess sich infolge der Kleinheit der Objekte und der dunklen Färbung des Gewebes ungleich schwieriger erkennen. Trotzdem gelang es mir in einigen Fällen, nach erfolgter Aufhellung, in den Anlagen ohne Austrittsöffnung das Vorkommen einzelner farbloser, stärker lichtbrechender Zellen festzustellen.

Nach dem bisher Ermittelten glaube ich annehmen zu dürfen, dass wir es bei weitaus der Mehrzahl, sowohl der winzig kleinen schwarzen Punkte an den verkümmerten, runzligen Thallusteilen des Schönwalder Materials, als auch bei den grösseren schwarzen Punkten, in deren Nähe ich nie reife Apothecien antraf, während solche an dem gut entwickelten Material von den beiden höheren Standorten vorhanden waren, mit infolge irgend welcher Anlässe zu grunde gegangenen jungen Fruchtanlagen neben vereinzelten ebenfalls abgestorbenen Spermogonien zu tun haben. Freilich stimmen in dieser Beziehung die Ergebnisse meiner Untersuchungen nicht mit denen Glücks überein, denn Glück schreibt,[1] bei dieser

[1] l. c., p. 184 (p. 104 des Sonderabdrucks).

Flechte habe er an einem einzigen Thalluslappen oft nahezu 100 Spermogonien gefunden, während es mir nur in einzelnen wenigen Fällen und nur bei dem Schönwalder Material gelang, bei der Untersuchung der grösseren schwarzen Punkte zufällig auf einige gut entwickelte Spermogonien mit reichlicher Spermatienproduktion zu stossen. Die Spermogonien lassen sich bei nur oberflächlicher Betrachtung sehr schwer von den schwarzen, zu grunde gegangenen Apothecien und Spermogonien unterscheiden, da sie, abgesehen von der braunen Farbe, kaum grösser sind und auch nur wenig mehr über die Oberfläche hervorragen als jene.

Es scheint mir sehr bemerkenswert, dass ich nur an dem Schönwalder Material einige nicht zu grunde gegangene Spermogonien gefunden habe, während mir dies an dem Material von zahlreichen anderen Standorten niemals gelang. Ich habe daraufhin Exemplare von den verschiedensten Standorten — auch aussereuropäischen — durchgemustert; so konnte ich an einem Thallusstück der Imbricaria physodes von der Magelhaensstrasse wohl jene abgestorbenen Apothecien nebst einigen wenigen ebenfalls abgestorbenen Spermogonien auffinden, keineswegs aber reife Apothecien oder normal entwickelte Spermogonien.

Während ich ferner, wie bereits erwähnt, nur an den Schönwalder Exemplaren aus einer Höhe von ca. 1050 m über dem Meer regelmässig eine grössere Anzahl normaler Apothecien fand, konnte ich trotz der grossen Menge des von mir auf dem Schwarzwald bei ca. 510 m und auf dem Welzheimer Wald bei ca. 520 m Höhe gesammelten Materials nur an dem letzteren an einem Thalluslappen einige wenige schlecht ausgebildete Früchte auffinden. Dagegen waren an altem Material eine Menge junger Früchte und Spermogonien wohl angelegt gewesen, im Laufe der Zeit aber offenbar durch die Ungunst des Standortes, der Belichtung, der Feuchtigkeitsverhältnisse etc. zu grunde gegangen. Nach den Beobachtungen am Schönwalder Material zu schliessen, scheinen mir ausser der Höhenlage des Standortes namentlich die Feuchtigkeitsverhältnisse von hervorragender Bedeutung für die Fruktifikation zu sein. Der Standort bei Schönwald ist nämlich durch relativ hohe und stetige Luftfeuchtigkeit ausgezeichnet, hervorgerufen durch reichliche und anhaltende Nebelbildung. An demselben Standort fruchten auch noch andere Flechten, die sonst selten mit Früchten

angetroffen werden, überaus reichlich, z. B. Platysma fallax. Wahrscheinlich sind die fraglichen Flechten in Bezug auf die Weiterentwicklung der angelegten Apothecien und Spermogonien viel weniger im Stande, Trockenperioden zu ertragen, als die allenthalben fruchtenden Flechten.

5. Peltigera canina L.

Da mir reichlich frisches Material von verschiedenen Standorten der von Fünfstück[1] bereits im Jahre 1884 untersuchten Peltigera canina zur Verfügung stand, beschloss ich, nicht nur im Hinblick auf die diesbezüglichen Angaben Glücks,[2] sondern auch aus anderen Gründen die Flechte in Bezug auf ihre Weiterentwicklung einer erneuten Untersuchung zu unterziehen. Auf die ganz unzutreffenden Resultate, welche W. C. Sturgis bei der Untersuchung der Fruchtentwicklung von Peltigera canina erhielt, glaube ich nicht, näher eingehen zu sollen, denn der genannte Autor fand weder die bei der in Rede stehenden Flechte verhältnismässig leicht zu beobachtenden Askogone, von welchen die Apothecienbildung ihren Anfang nimmt, noch war ihm überhaupt die einschlägige Literatur bekannt.

Fünfstück fand bei den von ihm untersuchten Peltigera-Arten niemals Spermogonien und verwertet unter anderem diese Beobachtung als Argument gegen die Sexualität der Gattung Peltigera.

Glück[3] schreibt dagegen wörtlich: „Die ausserordentliche Ähnlichkeit, welche die kleinen knötchenförmigen Spermogonien am Thallusrande mit Apothecienanlagen besitzen, sowie die grosse Seltenheit mit der sie bei uns auftreten, haben Fünfstück veranlasst, das Vorkommen von Gonidienfrüchten bei Peltigera in Frage zu ziehen und selbst Tulasnes[4] Untersuchungen als irrig anzusehen. Nach Fünfstücks Angabe hätten Tulasne und andere Autoren jugendliche Apothecien für Spermogonien ange-

---

[1] Fünfstück, M., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Berlin 1884.

[2] l. c., p. 124.

[3] Glück, H., l. c., p. 124.

[4] Tulasne, Mémoire sur les lichens. Annales de sciences naturelles. Paris 1852, III. Sér., T. XVII., p. 299/201.

sehen, sowie askogene Hyphen und Bruchstücke solcher, die aus Schlauchfruchtprimordien stammten, für Sterigmen und Conidien ausgegeben."

Hiezu muss ich bemerken, dass es bei der systematisch durchgeführten Abmusterung des mit jugendlichen Apothecien reichlich besetzten Thallusrandes kaum angenommen werden kann, dass ich nicht auch das eine- oder anderemal Spermogonien, wenn solche überhaupt vorhanden gewesen wären, hätte auffinden müssen. Auf Seite 183 gibt übrigens Glück auch selbst zu, dass auch er „bei unsern gemeinsten Peltigera-Arten immer und immer vergeblich nach Spermogonien gefahndet habe" und auf Seite 123 schreibt er, „dass er selbst nur bei Peltigera rufescens Hoff. Spermogonien zu wiederholten Malen angetroffen habe". Nach den Ergebnissen meiner Untersuchungen nun muss ich das Vorkommen von Spermogonien ebenso wie Fünfstück, wenigstens für das von mir untersuchte Material, für im höchsten Grade unwahrscheinlich erklären. In sehr seltenen Fällen sind allerdings auch später von Fünfstück[1] bei gewissen Peltigera-Arten unzweifelhaft Spermogonien beobachtet worden, bei Peltigera malacea und anderen dagegen niemals. In Bezug auf die Entwicklungsgeschichte der Apothecien kam ich bei Peltigera canina zu denselben Resultaten wie Fünfstück, ich fand alle Einzelheiten der Darstellung des genannten Autors in vollem Umfang bestätigt.

Da die Behandlung der Fruchtprimordien mit den von den früheren Forschern angewendeten Reagentien wie Jodtinktur, Jodjodkaliumlösung, Chlorzinkjodlösung etc. nach meinen Erfahrungen nur unbedeutende Unterschiede in der Färbung gegenüber den benachbarten Hyphen erzeugt, nahm ich Veranlassung, eine Reihe anderer Farbstoffe, namentlich auch solche, wie sie in der Bakteriologie Verwendung finden, in dieser Hinsicht auszuprobieren. Als Versuchsobjekt diente frische Peltigera canina, weil die Auffindung der Fruchtprimordien, infolge ihrer Randständigkeit und Grösse mit verhältnismässig geringen Schwierigkeiten verknüpft ist. — Allein aus der grossen Zahl der Tinktionsmittel lieferte auch nicht ein einziges die gewünschten Resultate; im Vergleich mit ihnen war

[1] Fünfstück, M., Lichenologische Notizen, in „Beiträge zur wissensch. Bot.", Bd. III, p. 290 ff.

immer noch die bisher geübte Behandlung der jungen Anlagen mit Jod vorzuziehen. Im Hinblick auf dieses negative Ergebnis kam mir der Gedanke, es einmal mit chemischen Körpern zu versuchen, die an und für sich keine Farbstoffe sind, aber mit grosser Leichtigkeit in solche überzugehen vermögen. In dieser Hinsicht erinnerte ich mich zunächst eines Körpers, der sogenannten Leukobase des Malachitgrüns, welche ich während meiner organisch-präparativen Thätigkeit im chemischen Laboratorium des Herrn Prof. Dr. Hell seinerzeit selbst hergestellt hatte. Der fragliche Körper ist an und für sich farblos, vermag aber schon bei längerem Stehen an der Luft in das intensiv grüne Malachitgrün überzugehen. Zu meinem Zwecke stellte ich nun eine möglichst konzentrierte alkoholische Lösung der Leukobase her und brachte hiervon einen Tropfen auf einen hohlgeschliffenen Objektträger. Frische Schnitte durch junge Fruchtprimordien wurden sodann in den Tropfen als Einschlussmedium verbracht und gegen den Zutritt der Luft die Ränder des Deckglases sorgfältig mit Vaseline bestrichen. Alle in den nachfolgenden und vorangegangenen Mitteilungen besprochenen Färbeversuche habe ich stets in möglichst konzentrierter Lösung und immer unter durch obige Manipulation erzieltem Luftabschluss vorgenommen und selbstverständlich für jedes Färbemittel frische Schnitte verwendet.

Bei der Betrachtung der oben erwähnten, mit der Base des Leukomalachitgrüns behandelten Querschnitte durch das Peltigera-Fruchtprimordium war weder sofort noch nach Verlauf von einer Stunde irgend welche Veränderung zu beobachten; als ich jedoch denselben Schnitt anderen Tags noch einmal einer genauen Besichtigung unterzog, bemerkte ich, dass die gesamte Umgebung der Askogone schwach gelbgrün gefärbt war, während diese selbst vollständig ungefärbt erschienen.

Wenn mir nun auch das, was ich mit der Behandlung der Schnitte mit der Leukobase des Malachitgrüns zu erreichen gehofft hatte, nämlich die Askogone ähnlich wie mit den Jodverbindungen stärker als die Umgebung zu färben, nicht gelang, so war doch andererseits die mit der Leukobase eintretende Färbung der Umgebung der Askogone und das Ungefärbtbleiben jener ein Ergebnis, welches zu weiteren Versuchen in dieser Richtung aufmunterte. Zunächst war der Beweis erbracht, dass die Umgebung der Askogone

irgend ein oxydierendes Agens enthalten haben musste, das den Askogonen selbst mangelt. Es stand zu erwarten, dass die chemische Verschiedenheit der Askogone von deren Umgebung mit noch leichter reagierenden, an und für sich ungefärbten, aber leicht in intensive Farbstoffe übergehende Körper schärfer in die Erscheinung treten werde. Ich wendete mich daher an Herrn Dr. Hugo Kauffmann, Privatdozent der Chemie an der Kgl. Tech. Hochschule zu Stuttgart, mit der Bitte, mir eine Anzahl in dieser Hinsicht leicht veränderlicher organischer Körper zur Verfügung zu stellen. Ich benütze die Gelegenheit, Herrn Dr. H. Kauffmann für sein bereitwilliges Entgegenkommen auch an dieser Stelle meinen besten Dank auszudrücken.

Die Körper, welche mir Herr Dr. Kauffmann zur Verfügung stellte, sind sämtlich, wie auch das Leukomalachitgrün, Abkömmlinge des Benzols und besitzen alle die Eigenschaft, durch oxydierende Agentien in chinonartige, also immer gefärbte Körper, überzugehen.

Ich bemerke schon hier, dass ich in den nachfolgenden Mitteilungen der Kürze wegen nur auf diejenigen Körper näher eingehen werde, welche sich für meine Zwecke als die geeignetsten erwiesen und zwar waren dies folgende, teilweise schon im bisherigen Verlauf der Darstellung kurz erwähnte: das Para-Anisidin, das Para-Amidophenol und das Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat. Für Herrn Dr. Kauffmann war bei der Auswahl dieser Körper die von ihm aufgefundene Thatsache massgebend gewesen[1], dass nämlich die Leuchtfähigkeit einer Substanz bei der Einwirkung von Teslaströmen stets mit dem Vermögen in chinonartige, also gefärbte Verbindungen überzugehen, Hand in Hand geht, und zwar ist die Neigung, diese intensiven Farbstoffe zu bilden, um so grösser, je grösser die Anzahl der vorhandenen Amidogruppen ist, weshalb auch, wie ich vorausschicke, die später besprochene Reaktion mit dem Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat eine raschere und intensivere ist, als die mit den anderen, weniger Amidogruppen enthaltenden Körpern. Zur Erklärung der Farbstoffbildung, welcher, wie schon oben erwähnt, ein Oxydationsvorgang zu grunde liegt,

---

[1] Kauffmann, Hugo, Berichte der deutsch. chem Ges., Jahrg. XXXIII, p. 1725 ff., XXXIV, p. 682 ff.

gebe ich beispielsweise die Umsetzungsformeln für das Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat an, wie sie seinerzeit C. *Wurster*[1] in seinen in den Berichten der deutschen chemischen Gesellschaft erschienenen Arbeiten, auf die ich des näheren zurückkommen werde, als bei der Bildung der gefärbten Verbindung vor sich gehend unter Annahme einer inneren Kondensation aufgestellt hat:

$$C_6H_4\left\langle\begin{array}{l} N\left\langle\begin{array}{l} Cl \\ CH_3 \\ CH_3 \\ H \end{array}\right. \\ N\left\langle\begin{array}{l} CH_3 \\ CH_3 \end{array}\right. \end{array}\right. + O = H_2O + C_6H_4\left\langle\begin{array}{l} N\left\langle\begin{array}{l} Cl \\ CH_3 \\ CH_3 \\ CH_2 \end{array}\right. \\ N\left\langle\begin{array}{l} \diagup CH_2 \\ CH_3 \end{array}\right. \end{array}\right.$$

Ich flechte hier ein, dass das Chlorophyll der verschiedenen Flechtengonidien gegenüber den angewendeten Reagentien ein auffallend verschiedenes Verhalten zeigt, so dass bei Anwendung von Lösungen *derselben Konzentration* und bei gleich langer Einwirkung die Gonidien der einen Gattung entfärbt, andere violettrot, wieder andere braun und manche gar nicht verändert wurden. Auf dieses eigentümliche Verhalten der Gonidien meines Untersuchungsmaterials aufmerksam geworden, untersuchte ich daraufhin noch eine Reihe anderer Flechten, von denen mir frisches Material zur Verfügung stand; auch bei ihnen konnte ich jenes ganz merkwürdig verschiedene Verhalten der Gonidien den in Rede stehenden Reagentien gegenüber beobachten. Ich beschränke mich an dieser Stelle auf die Mitteilung der Beobachtungsthatsache, weil meine Untersuchungen jener eigentümlichen Erscheinung noch zu keinem definitiven Abschluss gelangt sind und die Behandlung der Frage zudem auch nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehört. Jedenfalls lassen die mitgeteilten Beobachtungen auf eine verschiedene chemische Zusammensetzung des Chlorophylls der Flechtengonidien schliessen.

Wie bereits erwähnt, erwiesen sich von den verschiedenen zum Zwecke der Kenntlichmachung der Askogone angewendeten Amidokörper weitaus als die geeignetsten das Para-Amidophenol, das

---

[1] C. *Wurster*, Berichte der d. d. Chem. Ges. 1886, Band XIX^{2}, p. 3195 bis 3218 und XXII^{2}, p. 1910—1912.

Para-Anisidin und das Tetramethylparaphenilendiaminchlorhydrat. Während ich die ersten beiden in möglichst konzentrierter alkoholischer Lösung anwendete, benutzte ich bei letzterem ausgekochtes destilliertes Wasser zur Lösung. Die Empfindlichkeit des Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrats ist so gross, dass die Umgebung der Fruchtprimordien speziell bei Peltigera canina sich sofort tief violett färbt, selbst wenn dem in einen Tropfen ausgekochten destillierten Wassers gelegten Schnitt mittelst einer Nadelspitze von einer konzentrierten wässerigen Lösung des Reagens auch nur eine minimale Spur zugeführt wird. So intensiv jedoch mit diesem Reagens die Färbung auftritt, so rasch verschwindet sie auch wieder, so dass die ganze Reaktion innerhalb einer Minute verläuft; trotzdem kann man deutlich erkennen, dass die Fruchtprimordien vollständig farblos während der Reaktion bleiben. Während also bei dem Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat die Färbung der Umgebung der Fruchtprimordien eine nur vorübergehende ist, zeichnen sich die beiden erstgenannten Reagentien, das p. Amidophenol und das p. Anisidin, durch die langanhaltende Dauer der Färbung vorteilhaft vor jenem aus, jedoch tritt hier die Färbung erst nach Verfluss von 12—24 Stunden ein und ist mehr rosa mit einem nur schwachen Stich ins Violette. Ich besitze Präparate, bei denen noch nach einem halben Jahre die Färbung gerade so schön zu sehen ist, wie nach den ersten 24 Stunden.

Da es mir nun nicht allein für meine speziellen Zwecke, sondern auch ganz allgemein von Interesse zu sein schien, zu ermitteln, welche Stoffe jene Färbung der Umgebung der Fruchtprimordien beim Behandeln mit den Lösungen der Amidokörper hervorrufen, befasste ich mich in verschiedener Weise damit, den Zusammenhang der Erscheinungen klarzulegen.

Der Gehalt der Umgebung der Fruchtprimordien an dem die Färbungen hervorrufenden Agens ist bei allen von mir in dieser Hinsicht untersuchten Flechten bei Peltigera canina am grössten, denn in der Umgebung der Fruchtprimordien dieser Flechte tritt die Färbung mit Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat weit intensiver auf, als bei den anderen. Es lag somit die Erwartung nahe, hier am ehesten die Natur des oxydierenden Stoffes feststellen zu können.

Im Verlaufe meiner Arbeit machte mich Herr Dr. Kauff-

mann auf einige, schon oben kurz erwähnte, in den Berichten der deutschen chemischen Gesellschaft erschienenen Arbeiten von C. Wurster aufmerksam, welcher in Pflanzenschnitten, die von ihm mit Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydratlösung behandelt, sich violett färbten, Wasserstoffsuperoxyd nachgewiesen haben will. Das ganz allgemeine Vorkommen von Flechtensäure könnte vielleicht die Vermutung nahe legen, dass die Farbstoffbildung durch Einwirkung dieser Säuren auf die betreffenden Amidokörper zu stande kommen könnte. Das ist jedoch nicht der Fall, denn meine Versuche mit einer grösseren Anzahl reiner Flechtensäuren ergaben in keinem einzigen Falle eine gefärbte Verbindung. Löw [1], ferner Bach [2] traten seiner Zeit Wurster entgegen und bezweifeln, dass durch die Färbung des mit Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydratlösung befruchteten Papieres, welches Wurster anwendete, die Anwesenheit von Wasserstoffsuperoxyd in den Pflanzen erwiesen sei.

Ich vermutete anfangs, dass die Anwesenheit der die Färbung hervorrufenden Sauerstoffverbindung indirekt mit der Atmung im Zusammenhang stünde und suchte mir das Ungefärbtbleiben der Askogone damit zu erklären, dass bei ihnen ein intensiveres Wachstum vorhanden, somit der Sauerstoff sofort aufgebraucht, also nicht wie bei der Umgebung aufgespeichert werde. Um feststellen zu können, ob die Anwesenheit der Sauerstoffverbindung tatsächlich mit der Atmung im Zusammenhang stünde, brachte ich möglichst unverletzte Thallusstücke von einer frisch gesammelten Peltigera canina je in ein besonderes, reinen Wasserstoff enthaltendes Gefäss und beliess dieselben zunächst eine Woche lang in demselben. Nach Verfluss dieser Zeit entnahm ich das erste Exemplar der Wasserstoffatmosphäre und fertigte einige Schnitte davon an, welche ich mit einer Lösung von Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat behandelte; dieselbe färbte sich ebenso intensiv wie Schnitte durch frisches Material. Woche um Woche entnahm ich nun je ein Exemplar der Wasserstoffatmosphäre, aber auch das in der sechsten Woche entnommene Exemplar zeigte mit Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat behandelt noch dieselbe intensive Violettfärbung

[1] Löw, Berichte der deutsch. Chem. Ges., Jahrg. XXII, Ref. p. 146.

[2] Bach, A., Berichte der deutsch. Chem. Ges., Jahrg. XXVII [4], Ref. p. 672 und Jahrg. XXVIII [4], Ref. p. 18.

wie ein frisches. Somit darf angenommen werden, dass die fragliche Sauerstoffverbindung nicht mit der Atmung im Zusammenhang stehe, denn sonst würde doch bei Abschluss des Sauerstoffs der Luft die Flechte in der Wasserstoffatmosphäre jedenfalls den grössten Teil des aufgespeicherten Sauerstoffs aufgezehrt haben, die Färbung hätte eine weit weniger intensive sein müssen. Ich untersuchte nunmehr ein älteres, jedenfalls totes Exemplar von Peltigera canina auf seinen Gehalt an jenem oxydierenden Agens und fertigte zu diesem Zwecke Schnitte von einem Exemplar an, das sich schon Jahrzehnte in der Sammlung der Kgl. Tech. Hochschule in Stuttgart befunden hatte. Auch diese zweifellos schon sehr lange tote Flechte gab mit Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat mit Ausnahme einzelner kleiner Stellen, noch dieselbe intensive Violettfärbung, wie ich sie an der lebenden Peltigera canina beobachtet hatte. Diese Tatsache brachte mich zu der Überzeugung, dass die die Oxydation und somit die Färbung bedingende sauerstoffhaltige Verbindung recht dauerhafter Natur sei und jedenfalls mit dem leicht zersetzlichen und wenig beständigen Wasserstoffsuperoxyd nicht identisch sein könne.

Um nun über die mehr oder weniger grosse Haltbarkeit bezw. Flüchtigkeit des oxydierenden Prinzipes Näheres zu erfahren, trocknete ich sowohl frische als auch alte der Sammlung entnommene Teile des Thallus von Peltigera canina im Wasserbad. Es zeigte sich, dass die letzteren schon nach wenigen Stunden, die ersteren aber erst nach einem Tag ihr oxydierendes Prinzip verloren hatten; auch Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydratlösung färbte nicht mehr. Wenn ich nun auch schon von vorn herein annahm, dass Wasserstoffsuperoxyd das oxydierende Prinzip nicht sein könne und mich die oben erwähnten Beobachtungen in dieser Annahme bestärkten, so darf doch nicht als erwiesen betrachtet werden, dass Wasserstoffsuperoxyd überhaupt nicht hier (oder in anderen Pflanzen) vorhanden sein könne. Dass Wasserstoffsuperoxyd, vielleicht in sehr geringen Mengen zugegen sein kann, ist aus physiologischen Gründen sehr gut vorstellbar, nur ist es nicht an der oben geschilderten Reaktion beteiligt.

Um nun eventuell doch in der Flechte, wenn auch nur in Spuren, vorhandenes Wassersuperoxyd definitiv sicher nachzuweisen, stellte ich noch folgende zwei Versuche an:

In einem gut mit kochend heissem destillierten Wasser ausgewaschenen frischen leinenen Pressak, welcher alsdann wieder gut getrocknet worden war, brachte ich einige Hände voll zerkleinerter frischer Peltigera canina und presste den Sack, nachdem er zugebunden war, mittelst einer Presse gut aus. Der aufgefangene ausgepresste Saft wurde sofort filtriert und gab mit Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydratlösung sofort intensive Violettfärbung, während er mit dem zum Nachweis von Wasserstoffsuperoxyd gebräuchlichsten Reagens, nämlich mit Kaliumdichromat und Schwefelsäure versetzt und mit Äther ausgeschüttelt, keine Blaufärbung des letzteren und somit also die Abwesenheit von Wasserstoffsuperoxyd ergab. Der beschriebene Versuch spricht dafür, dass das oxydierende Agens, wenn auch vielleicht nur teilweise, im Zellsaft gelöst enthalten sein dürfte.

Eine andere ziemlich grosse Portion von frischer Peltigera canina brachte ich zerkleinert mit ca. 250 g ausgekochtem und wieder erkaltetem destillierten Wasser in einen Rundkolben und destillierte mit den für die Gewinnung von hochprozentigem Wasserstoffsuperoxyd aus verdünntem vorgeschriebenen Kautelen hievon im Vacuum ca. 200 ccm in zwei Fraktionen ab. Die erhaltene Flüssigkeit gab weder mit Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat noch mit Kaliumdichromat, Schwefelsäure und Äther eine Reaktion, also waren in der überdestillierten Flüssigkeit weder Wasserstoffsuperoxyd vorhanden, noch aber das oxydierende Prinzip überhaupt in dieselbe übergegangen.

Mit obigen Versuchen glaube ich jedenfalls bewiesen zu haben, dass bei den von mir untersuchten Flechten Wasserstoffsuperoxyd als solches in nachweisbarer Menge nicht verkommt, vielmehr glaube ich, dass die oxydierende Wirkung durch organische Superoxyde, ähnlich wie sie Engler und Weissberg[1] bei Terpentinöl annehmen, bedingt wird.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen lassen sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen:

---

[1] Engler, C., und Weissberg, J., Berichte der deutsch. Chem. Ges., Jahrg. XXXI[3], p. 3046 ff.

Bei Solorina saccata treten zweierlei Apothecien auf, konkav und konvex gewölbte. Die Ursache für diesen Dimorphismus der Apothecien konnte nicht ermittelt, dagegen festgestellt werden, dass eine Doppelsymbiose der Alge mit zwei verschiedenen Pilzen nicht vorliegt. — Trichogyne, sowie Spermogonien mit Spermatien konnte ich bei Solorina nicht auffinden. —

Die Bildung der Paraphysen erfolgt hier nicht in der Weise wie sie z. B. Baur bei Collema crispum beobachtete, dass sich vegetativ werdende Karpogone an derselben beteiligten, sondern sie erfolgt durch Streckung und Sprossung der die Askogonzellen überlagernden Rindenfasern. Es gilt für Solorina der Schwendenersche Satz, dass das schlauchbildende Gewebe von dem paraphysenbildenden von Anfang an getrennt sein kann.

Die Anlage der Apothecien geschieht bei Solorina saccata im untersten Teil der Gonidienschicht und zwar auf rein vegetativem Weg, indem sich aus einzelnen zwischen den Gonidien dahinlaufenden gewöhnlichen Hyphen durch Sprossung zuerst wenige grosse Askogonzellen entwickeln, welche später durch lebhaftes intercalares Wachstum, Teilung und Sprossung in das askogene Hyphengewebe übergehen, aus dem schliesslich die Schläuche hervorsprossen. — Zwischen den einzelnen Askogonzellen sowie später auch zwischen den Paraphysen sind stets einzelne isolierte, gelbgrün gefärbte, im Absterben begriffene Gonidien zu beobachten.

Bei Acarospora glaucocarpa traf ich ebenfalls weder Trichogyne noch Spermogonien an, Die Fruchtprimordien entstehen hier in ganz analoger Weise wie bei Solorina auf rein vegetativem Wege, jedoch mit dem Unterschied, dass bei Acarospora die junge Anlage mehr in der Mitte der Gonidienschicht entsteht. Mit Para-Amidophenol und Para-Anisidin färbte sich die Umgebung der Fruchtprimordien rosa mit einem Stich ins Violette, während diese selbst vollständig farblos blieben.

Bei Verrucaria calciseda fand ich zwar keine Trichogyne, wohl aber Spermatien produzierende Spermogonien. Die Anlage der Fruchtprimordien erfolgt hier direkt unter der Gonidienschicht ebenfalls auf rein vegetativem Weg und in ganz analoger Weise wie bei Solorina. Das Verhalten der Umgebung der Fruchtprimordien gegen die schon oben genannten Reagentien war dasselbe wie bei Acarospora.

Die namentlich in der lichenologischen Literatur schon des öftern behandelten, aber noch nicht aufgeklärten „schwarzen Punkte" bei Imbricaria physodes, welche häufig und gewöhnlich in grosser Anzahl auftreten, erwiesen sich in weitaus den meisten Fällen als in jugendlichem Zustand abgestorbene Apothecien, zwischen denen vereinzelte ebenfalls abgestorbene Spermogonien liegen. Trichogyne konnte ich bei Imbricaria nicht auffinden. Die Fruchtprimordien entwickeln sich auf rein vegetativem Wege analog wie bei den oben genannten Arten, nur mit dem Unterschied, dass sich die Fruchtprimodien mehr im oberen Teil der Gonidienschicht befinden.

Das Verhalten der Umgebung der Fruchtprimordien und der Fruchtprimordien selbst gegen Para-Anisidin und Para-Amidophenol war dasselbe wie bei Acarospora und Verrucaria.

Die Anzahl der zur vollständigen Entwicklung kommenden Apothecien ist im Verhältnis zu der zur Anlage kommenden Zahl eine verschwindend geringe. Für die Weiterentwicklung der Apothecien sowohl als auch der Spermogonien kommt allem Anschein nach in erster Linie in Betracht, dass die jungen Anlagen Trockenperioden gegenüber relativ sehr empfindlich sind.

Bei allen von mir untersuchten Flechten erfolgt die Entstehung der Fruchtanlagen auf rein vegetativem Weg; von Vorgängen, welche auf das Zugrundeliegen eines Sexualaktes schliessen lassen könnten, wie Kopulationsvorgänge u. dergl., konnte ich trotz sorgfältigster Untersuchung nirgends etwas beobachten. Der von Fünfstück speziell für Peltigera, Peltidea und Nephroma festgestellte Typus der Entstehung der Flechtenfrüchte gilt auch für alle von mir untersuchte Fälle.

Er findet sich ganz allgemein bei jenen Flechten, die einer Conidienfruktifikation entbehren.

Bei Peltigera canina, sowie den drei letztgenannten der von mir untersuchten Flechten, erwies sich zur Kenntlichmachung der Fruchtprimordien die Anwendung des Para-Amidophenols, des Para-Anisidins sowie des Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrates als sehr nützlich, indem sich mit diesen Körpern die Umgebung der Fruchtprimordien schön violettrosa bezw. violettrot färbte, während diese selbst vollständig farblos blieben. Im Gegensatz zu Wurster, welcher Wasserstoffsuperoxyd als oxydierendes Agens

in den Pflanzen annimmt, muss ich die Beteiligung des Wasserstoffsuperoxydes von der in Rede stehenden Reaktion auf Grund meiner zahlreichen Versuche als im höchsten Grade unwahrscheinlich erklären, da es mir in keinem einzigen Falle gelang, bei den von mir untersuchten Flechtengattungen Wasserstoffsuperoxyd mit den gewöhnlichen Reagentien nachzuweisen.

Untersuchungen über die Atmung der Pflanze in aufrechter und umgekehrter Lage.

Vorläufige Mitteilung

von

Marya Arct aus Warschau.

Die vorliegende Arbeit stellt sich die Aufgabe, die Frage zu entscheiden, ob die Schwerkraft einen Einfluss auf die Energie der Pflanzenatmung ausübt. Experimente, welche diese Frage zu entscheiden suchten, wurden bisher meines Wissens nur von N. J. C. Müller[1] angestellt, welcher die Pflanzenatmung untersuchte und den Zusammenhang zwischen Atmungsfunktion und äusseren Einflüssen festzustellen glaubte.

Es fällt jedoch gleich auf, dass die Ausführung der Methode, deren sich Müller bediente, nicht einwandfrei war. Die Experimente, welche von Müller angestellt waren, wurden mit einem Apparat ausgeführt, in welchem das Verhältnis zwischen Sauerstoffabsorption und Kohlensäureausscheidung auf folgende Weise sich bestimmen lässt: Die von den Pflanzen ausgeatmete Kohlensäure wurde von den mit KOH gesättigtem Stäbchen absorbiert, was aus der Zunahme an Gewicht sich berechnen liess. Die Quantität des eingeatmeten Sauerstoffes wird nach der Abnahme des Gasvolumens in dem Apparate geschätzt. Diese Abnahme wird durch das Steigen des Quecksilbers in dem beigeschlossenen Manometer veranschaulicht. Was die Berechnung der Kohlensäureausscheidung anbelangt, äussert sich der Verfasser[2] folgendermassen:

---

[1] N. J. C. Müller, Untersuchungen über Atmung und Energie in der Pflanze. Diese Zeitschrift, Bd. II, Abt. 2, 1898.

[2] l. c., Seite 171.

„Das nach bekannter Formel berechnete Endvolum vom Anfangsvolum abgezogen, ergiebt das Kohlensäurevolum, welches in der Versuchszeit durch Atmung der Pflanzentheile produziert wurde."

Daraus geht hervor, dass die durch KOH absorbierte CO_2 von Müller gar nicht berücksichtigt wurde. Die Verminderung des Gasvolumens im Apparat ist auf Absorption des Sauerstoffs zurückzuführen, da die ausgeschiedene CO_2 durch KOH absorbiert wurde. Irrtümlich ist also die Behauptung von Müller, dass „das Endvolum vom Anfangsvolum abgezogen das Kohlensäurevolum ergiebt".

Da sich dieser Fehler in der Ausführung aller von Müller angestellten Experimente wiederholt, müssen auch die Resultate, in welchen Müller auf Grund seiner fehlerhaften Berechnungen gelangte, als durchaus irrtümlich bezeichnet werden. Mehr Vertrauen können wir den Resultaten der Müllerschen Experimente entgegenbringen, welche nach anderer Methode angestellt wurden. Der Verfasser hat namentlich in der zweiten Serie der Experimente das Material im trockenen Zustand gewogen und mit dem Gewichte der betreffenden Quantität derartiger Pflanzen verglichen, welche nur ausschliesslich als Vergleichungsmaterial behufs der Bestimmung der trockenen Substanz zum Experimente herangezogen wurden. Die Differenz im Gewicht der trockenen Substanz der Versuchspflanzen und des Vergleichungsmaterials wurde als „Gesamtverbrauch durch Atmung"[1] betrachtet. Bei diesem Verfahren hat der Verfasser den Fehler vermieden, welchen er in der vorhergehenden angeführten Versuchsserie beging. Dadurch ist es auch zu erklären, dass die Resultate der nach dieser Methode angestellten Experimente mit den anderen Resultaten nicht übereinstimmen.

Abgesehen von den Fehlern, welche in der Ausführung der Müllerschen Arbeit sich nachweisen lassen, müssen die Resultate seiner Experimente an dieser Stelle kurz zusammengefasst werden, da diese Experimente auf den Einfluss der Schwerkraft auf die Atmungsenergie hinweisen und Veranlassung zu weiteren Untersuchungen auf diesem Gebiete gegeben haben.

Die Müllerschen Experimente wurden folgendermassen angestellt:

---

[1] S. 274.

1. Die Pflanze oder ihre Organe wurden einige Male umgekehrt und bei jeder Lage, in welcher Müller dieselben einige Stunden lang bleiben liess, wurde die CO_2-Produktion bestimmt.

2. In anderen Serien der Experimente wurden zwei Pflanzen in derselben Zeit in zwei Apparate, die eine in normaler Lage, die andere in umgekehrter, gebracht, und die Quantität der ausgeschiedenen CO_2 bestimmt. Um ein vergleichbares Bild über die Atmungsenergie der Pflanzen zu gewinnen, wurde die gefundene CO_2-Quantität auf 1 gr trockener und frischer Substanz reduziert.

3. Die Pflanzen oder ihre Organe wurden umgekehrt und in dieser Lage bis zur geotropischen Krümmung gehalten, die Atmungsenergie bestimmt und nachher wieder umgekehrt bis zur neuen Krümmung u. s. w.

Der Verfasser glaubt aus den nach dieser Methode angestellten Versuchen zu folgenden Schlüssen berechtigt zu sein:

1. „Steht der Spross aufrecht lotrecht, so wächst die Schwingungsintensität und damit die Atmungsgrösse, steht er umgekehrt, so sinkt die Atmungsgrösse (R. 115)."

„In Kressesaaten, in welchen Stämme und Wurzeln negativ bezw. positiv geotropisch orientiert wachsen, unterliegt der Gesamtschwingungskomplex der Geopolarisation. Die Maximalwerte der Atmungsgrösse kommen der Normallage zu." (R. 119.)

Aus diesen wie auch aus anderen Äusserungen des Verfassers (vergl. R. 116, R. 118, R. 128, R. 129, 130, 133, 137, 150, 153, 155, 160, 161) geht hervor, dass, wenn die Pflanze oder ihre Organe aus der Normallage in umgekehrte gebracht wird, ihre Atmungsintensität steigt.

„Pflanzenteile jedoch, welche wie die Stämme der Gramineen, die Nadeln der Kiefern ihr Wachstum in basiskoper Richtung fortführen . . ." „zeigen in der Normallage einen kleineren Wert für A" (Atmungsgrösse). Serie 199 und 200.

„Die Gesamtschwingungsintensität, welche mit der Kohlensäurebildung abschliesst und der Geopolarisation unterliegt, wird bei beiden Organen herabgemindert, der Gesamtzuwachs wird herabgemindert, wenn beide, aus der Normallage gebracht, zu positiven beziehentlich negativen geotropischen Krümmungen gezwungen werden, oder wenn durch öftere Umkehrung der Lage die geotropischen

Tendenzen geändert werden, so dass diesen Tendenzen nicht Folge geleistet werden kann (R. 125)."

„R. 123 weisst nach, dass bei den Wurzeln Zuwachs und Atmung proportional sind, dass geotropische Krümmung bedeutet: Zuwachsverlust, Retardierung, Zuwachsdepression, welchen eine Minderung der Atmungsgrösse entspricht."[1]

Mit dieser Thatsache stehen jedoch die Resultate des Versuches R. 127/2 in Widerspruch:

„Werden die Tendenzen zur positiven-negativen geotropischen Krümmungen umgelagert durch Umkehrung der Organe, ehe die jeweilig geforderte Krümmung aktuell vollführt wird, so erfolgt Zuwachsdepression und längere Andauer des potenziellen Zustandes, welchem ein grösserer Atmungsaufwand entspricht."[1]

In Anbetracht dessen, dass die Ausführung der Methode von N. J. C. Müller aus oben angeführten Gründen (vergl. S. 1 u. 2) nicht einwandfrei war, habe ich, der Anregung des Herrn Professors Palladin folgend, einige Versuche angestellt, um über den Einfluss der Lage der Pflanzen auf die Atmungsintensität experimentelle Gewissheit zu gewinnen.

Ich erlaube mir an dieser Stelle dem Herrn Prof. Palladin für seine Unterstützung bei meiner Arbeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Methode.

Meine Experimente wurden vermittelst des Pettenkoferschen Apparats ausgeführt. Die CO_2 wurde durch Ba $(OH)_2$ absorbiert, die Quantität derselben durch Titrierung mit Oxalsäure bestimmt. Die Konzentration der Lösung des Barytwassers betrug 7 %, die zur Titrierung bestimmte Oxalsäure 0,286 %, so dass 1 cm^3 der Oxalsäure 1 mg. Kohlensäure entsprach.

Die Pflanzen, welche als Versuchsobjekt dienten, wurden einige Zeit vor Beginn des Experimentes in dasselbe Gefäss und dieselben äusseren Bedingungen gebracht, bei welchen der Versuch ausgeführt wurde. Zunächst habe ich das Gefäss an den Pettenkoferschen Apparat angeschlossen. Bevor, behufs der Bestimmung

[1] Die Kohlensäureproduktion war in diesem Versuch nach der Gewichtsabnahme (Gesamtverbrauch durch Atmung) der Pflanzen im trockenen Zustand berechnet.

der Kohlensäureproduktion, das Gefäss mit der Röhre mit Ba $(OH)_2$ verbunden wurde, wurde die Luft von dem Versuchsgefäss durch die mit reinem Wasser gefüllte Pettenkofersche Röhre 20 Minuten lang hindurchgeleitet. Der Zweck dieses Verfahrens war, die Atmosphäre in der Umgebung der Pflanzen von den Verunreinigungen zu befreien. Die Pflanzen wurden in absoluter Dunkelheit gehalten, um den Einfluss des Lichtes auf die Atmung fernzuhalten und den Assimilationsprozess aufzuheben. Während der ganzen Dauer des Experimentes waren die Temperatur (17—19° C) und die Feuchtigkeit in der Umgebung der Versuchspflanzen konstant gehalten. Die atmosphärische Luft wurde, bevor sie in den Apparat hereingelassen wurde, durch Natroncalcium durchgeleitet, um die Kohlensäure zu beseitigen.

Meine Versuche wurden nun folgendermassen angestellt:

1. Die Atmungsgrösse der Pflanzen wurde zuerst in der Normallage bestimmt, dann die Pflanzen umgekehrt, die Kohlensäureausscheidung nach derselben Methode berechnet, und die Pflanzen wieder in die Normallage gebracht u. s. w.

2. Die Pflanzen wurden einige Male umgekehrt, in dieser umgekehrten Lage bis zur geotropischen Krümmung gelassen. Die Atmungsintensität wurde ebenfalls bei jeder Veränderung der Pflanzenlage bestimmt.

Behufs der Kontrolle wurden einige Experimente angestellt, bei denen die Pflanzen während der ganzen Versuchsdauer in Normallage gelassen wurden und die Bestimmung der Atmungsintensität ausgeführt.

Die Dauer, in welcher die Pflanzen in jeder Position gelassen wurden, war verschieden (1—15 Stunden), was von der Intensität der Atmung der betreffenden Pflanzen abhängig war.

Um vergleichbare Ergebnisse zu bekommen, habe ich die bei länger dauernden Versuchen aus dem Experimente gewonnene Quantität jedesmal auf einstündige Dauer reduziert. Waren zwei Serien der Pflanzen zum Experimente behufs der Vergleichung herangezogen, so wurde die Kohlensäurequantität auf 1 g trockener oder frischer Substanz reduziert.

Die Art der Pflanzen, welche als Untersuchungsobjekt dienten, und die Bedingungen, unter welchen die Experimente angestellt wurden, wird bei den einzelnen Versuchen angegeben.

Versuchsprotokolle.

Versuch I. 5. Juni.

Zea Mays. Ganze Keimlinge. Einige Tage nach der Keimung. Versuchsdauer 26 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1	9
2. Umgekehrt	3 1/2	6,7
3. Aufrecht.	3 1/2	7,6

Die Pflanzen wurden nachher in umgekehrter Lage 15 Stunden lang (von 6 Uhr nachmittags bis 9 Uhr morgens) gehalten. Die geotropischen Krümmungen sind schon wahrnehmbar geworden.

4. Umgekehrt	1	9,5
5. Aufrecht	2	8,2

Versuch II. 16. Juni.

Zea Mays. Keimlinge, Versuchsdauer 7 Stunden, von 11 Uhr vormittags bis 6 Uhr nachmittags.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1	8
2. Umgekehrt	1	7,5
3. Aufrecht	1 1/2	8,5
4. Umgekehrt	1	11

Versuch III. 16. Juni.

Zea Mays. Ganze Keimlinge. Versuchsdauer 5 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	2	5,25
2. Umgekehrt	1	8,5

Versuch IV. 19. Juni.

Zea Mays. Keimlinge. Versuchsdauer 6 Stunden von 12 bis 6 Uhr nachmittags.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1	5,12
2. Umgekehrt	1	5,25
3. Aufrecht	1	8
4. Umgekehrt	$1^3/_4$	11,7

Versuch V. 2. Juli.

Zea Mays. Keimlinge. Versuchsdauer 7 Stunden, von 11 Uhr vormittags bis 6 Uhr nachmittags.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1	6
2. Umgekehrt	1	8,5
3. Aufrecht	$1^1/_2$	7,5

Versuch VI. Juli.

Zea Mays. Keimlinge. Versuchsdauer 7 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Umgekehrt	2	7,5
2. Aufrecht	$2^1/_2$	8,37

Versuch VII.

Zea Mays. Laubblätter. Versuchsdauer 4 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	2	1,2
2. Umgekehrt	$1^3/_4$	3,2

Versuch VIII. Mai.

Lamium album. Sprössling mit Blüten. Versuchsdauer 10 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1 ½	4
2. Umgekehrt	4 ½	3,5
3. Aufrecht	3 ½	3,1
4. Umgekehrt	3	3,35

Versuch IX.

Vicia faba. Stamm der Keimlinge mit Laubblättern. Versuchsdauer 3 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	½	12,8
2. Umgekehrt	1	13,6

Versuch X. Mai.

Vicia faba. Stämme der Keimlinge, die Kotyledonen abgetragen. Vor de mBeginn des Versuches wurden sie in umgekehrter Lage 24 Stunden gehalten. Versuchsdauer 33 Stunden, von 11 ½ Uhr vormittags bis 8 Uhr abends am nächsten Tag.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Umgekehrt	7 (am Tage)	4,3
2. Aufrecht	14 (bei Nacht)	3,6
3. Umgekehrt	10 ½ (am Tage)	3,62

Versuch XI.

Material und Bedingungen wie beim vorhergehenden Versuch, die Pflanzen wurden aber nicht umgekehrt gehalten.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	6½ (am Tage)	4,6
2. Umgekehrt	13 (bei Nacht)	4,15

Während die Pflanzen in umgekehrter Lage blieben, sind geotropische Krümmungen wahrnehmbar geworden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
3. Aufrecht	11 (am Tage)	3,9

Versuch XII. Juli.

Vicia faba. Keimlinge. Versuchsdauer 4 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1	9,5
2. Umgekehrt	½	8
3. Aufrecht	½	8

Versuch XIII. Juli

Vicia faba. Wurzeln. Versuchsdauer 5 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1¾	3,6
2. Umgekehrt	¾	5,3

Während die Pflanzen in umgekehrter Lage blieben, wurden die geotropischen Krümmungen wahrnehmbar.

Versuch XIV. Juli.

Vicia faba. Keimlinge. Versuchsdauer 4 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1 1/3	5,2
2. Umgekehrt	3/4	5,3
3. Aufrecht	3/4	7,5
4. Umgekehrt	3/4	7,3

Versuch XV. Dezember.

Lupinus luteus. Keimlinge mit verkümmerten Wurzeln. Vor dem Beginn des Versuches wurden sie in umgekehrter Lage 1 Stunde gehalten. Versuchsdauer 4 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Umgekehrt	1 3/4	6,89
2. Aufrecht	1 3/4	7,46

Versuch XVI. Dezember.

Lupinus luteus. Keimlinge. Die Kotyledonen noch geschlossen. Versuchsdauer 3 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1 1/4	5,41
2. Umgekehrt	1 1/4	7,8

Versuch XVII. Gleichzeitig mit vorigem.

Hordeum vulgare. Keimlinge. 10 Tage nach der Keimung. Versuchsdauer 7 Stunden.

Lage.	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1 1/2	7,2
2. Aufrecht	1 1/2	9
3. Aufrecht	1 1/2	12
4. Umgekehrt	1 1/2	8,76

Versuch XVIII.

Hordeum vulgare. Keimlinge. 10 Tage nach der Keimung. Vor dem Beginn des Versuches wurden sie 20 Stunden in umgekehrter Lage gelassen. Versuchsdauer 7 Stunden, von 11 Uhr vorm. an.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Umgekehrt	1 1/2	5,86
2. Aufrecht	1 1/2	6,13
3. Umgekehrt	1 1/2	8,19
4. Aufrecht	1 1/2	9,39

Versuch XIX.

Hordeum vulgare. Keimlinge 7 Tage nach der Keimung. Versuchsdauer 6 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1 1/2	6,93
2. Umgekehrt	1	8,6
3. Aufrecht	1	8,6
4. Umgekehrt	1	8,6

Versuch XX. Februar.

Lepidium sativum. Keimlinge 3 Tage nach der Aussaat, noch nicht grün geworden. (Diese Aussaat auf Filz.) Versuchsdauer 4 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1 1/2	4,3
2. Umgekehrt	2 1/2	3,84

Versuch XXI.

Material und Bedingungen beim Experimente dieselben wie bei Versuch XX, nur vor Beginn des Versuches wurden die Pflanzen in umgekehrter Lage 1 1/2 Stunden gelassen. Versuchsdauer 4 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Umgekehrt	1 1/2	2,9
2. Aufrecht	2	3,7

Versuch XXII. Februar.

Lepidium sativum. Keimlinge 9 Tage nach der Aussaat. Versuchsdauer 8 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	2	5,1
2. Umgekehrt	2	4,78
3. Aufrecht	1 1/2	5,6
4. Umgekehrt	1	5,2

Versuch XXIII. Januar.

Lepidium sativum. Keimlinge. Versuchsdauer 6 Stunden.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	2	6,5
2. Umgekehrt	2	5,6
3. Aufrecht	1	6,7

Versuch XXIV. Januar.

Lepidium sativum. Keimlinge. Versuchsdauer 6 Stunden, von 12 Uhr mittags bis 6 Uhr abends.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Aufrecht	1 1/2	6,26
2. Umgekehrt	2 1/2	6,86
3. Aufrecht	2 1/2	8,3

Versuch XXV.

Lepidium sativum. Gleichzeitig mit dem Versuch XXIV. Die Pflanzen wurden vor dem Versuche 24 Stunden in umgekehrter Lage gelassen.

Lage	In dieser Position gelassen	Ausgeschiedene CO_2 in mg in 1 Stunde
1. Umgekehrt	2	5,2
2. Aufrecht	2	4,9
3. Umgekehrt	1 1/2	5,4

Versuch XXVI. [1]

Hordeum vulgare. Keimlinge. Versuchsdauer 3 1/2 Stunden.

Lage	CO_2-Quantität in mg in 1 Stunde	
	auf 1 g trockene Substanz reduziert	auf 1 g frische Substanz reduziert
Aufrecht	4,04	0,28

[1] Die gefundene CO_2-Quantität wurde bei den nachfolgenden Experimenten auf 1 g trockene resp. frische Substanz der Versuchspflanzen reduziert.

Hordeum vulgare. Ebensolche Keimlinge, sie wurden aber vor dem Beginn des Versuches 24 Stunden in umgekehrter Lage gelassen. Versuchsdauer 2½ Stunden.

Lage	CO_2-Quantität in mg in 1 Stunde	
	auf 1 g trockene Substanz reduziert	auf 1 g frische Substanz reduziert
Umgekehrt	5,5	0,5

Versuch XXVII.

Zea Mays. Keimlinge.

Lage	CO_2-Quantität in mg in 1 Stunde auf 1 g frische Substanz reduziert
1. Aufrecht	0,467
2. Umgekehrt	0,45

Versuch XXVIII.

Zea Mays. Dieselben Keimlinge, die im Versuch XXVII gebraucht wurden, nach 2 Tagen.

Lage	CO_2-Quantität in mg in 1 Stunde auf 1 g frische Substanz reduziert
1. Aufrecht	0,34
2. Umgekehrt.	0,40

Versuch XXIX.

Pinus silvestris. Nadeltriebe, nicht entwickelt, wurden in umgekehrter Lage ½ Stunde gehalten. Versuchsdauer 3 Stunden.

Nachdem diese Nadeltriebe in aufrechter und umgekehrter Lage während des untenbeschriebenen Versuches gehalten wurden, wurden sie nach Abschluss des Experimentes getrocknet und gewogen. Das Gesamtgewicht in frischem Zustande ergab 32,2 g, in trockenem 8,7 g. Gesamtausscheidung der CO_2 in Normallage 23 mg, in umgekehrter Lage 24 mg.

Protokoll des Experiments:

Lage	CO_2-Quantität in mg in 1 Stunde	
	auf 1 g trockene Substanz reduziert	auf 1 g frische Substanz reduziert
1. Umgekehrt	2,75	0,76
2. Aufrecht	2,71	0,73

Versuch XXX.

Pinus silvestris. Das Material und die Bedingungen dieselben wie im vorhergehenden Versuch. Versuchsausführung nach dem Plane des vorhergehenden Experimentes. Versuchsdauer 4 Stunden.
Gesamtgewicht in frischem Zustande 24 g.
„ „ trockenem Zustande 6,8 g.

Lage	Versuchsdauer in Stunden	CO_2-Quantität in mg in 1 Stunde	
		auf 1 g trockene Substanz	auf 1 g frische Substanz
1. Aufrecht	1	2,64	0,74
2. Umgekehrt	1	2,64	0,74
3. Horizontal	1	2,83	0,78

Versuch XXXI.

Acer platanoides. Nichtentwickelte Blätterknospen wurden auf den Trieben in feuchtem Sande in Dunkelheit während 24 Stunden vor dem Versuche gehalten. Die Ausführung des Experimentes wurde nach dem Plane des Versuches XXIX angestellt.
Gesamtgewicht frischer Substanz 11,4 g.
„ trockener Substanz 4,04 g.

Lage	Versuchsdauer in Stunden	CO_2-Quantität in mg in 1 Stunde	
		auf 1 g trockene Substanz	auf 1 g frische Substanz
1. Aufrecht	2	1,08	0,37
2. Umgekehrt	2	1,7	0,56

Schlussfolgerungen.

Es sind 31 Versuche angestellt worden, in welchen 89 Bestimmungen ausgeführt wurden: 47 bei aufrechter Lage, 42 bei umgekehrter. Fast in allen Versuchen lässt sich eine Schwingung in der Atmungsintensität feststellen: unter 58 Bestimmungen bei Veränderung der Lage der Pflanzen ergeben 44 Schwingungen von 0,3 mg — 3 mg ausgeschiedene CO_2 in einer Stunde. In 14 Bestimmungen waren keine Schwingungen bemerklich, oder sie waren so klein, dass sie wahrscheinlich auf Versuchsfehler sich zurückführen lassen.

In diesen Schwingungen sehen wir aber keine Periodizität, denn in 15 Fällen ist Beschleunigung, in 10 Fällen Verminderung der Atmungsenergie bei umgekehrter Lage beobachtet worden; in 12 Fällen aber ebensolche Beschleunigung und in 6 Fällen Verminderung bei normaler Lage der Pflanzen.

Diese Schwingungen lassen sich folgendermassen zusammenstellen:

In 10 Bestimmungen: Beschleunigung bei umgekehrter Lage. Die Pflanzen waren vorher in normaler Lage gehalten worden.

In 9 Bestimmungen: Verminderung unter denselben Bedingungen wie oben.

In 7 Bestimmungen: Beschleunigung, wenn die Pflanzen von der umgekehrten wieder in die Normallage gebracht werden.

In 2 Bestimmungen: Verminderung unter den gleichen Bedingungen.

In 3 Bestimmungen: Beschleunigung, wenn die Pflanzen zum drittenmale umgekehrt wieder in der umgekehrten Lage gelassen wurden.

In 1 Bestimmung: Verminderung unter den gleichen Bedingungen.

In 1 Bestimmung: Verminderung, wenn die Pflanzen wieder in aufrechte Lage gebracht wurden.

In 3 Bestimmungen: Beschleunigung bei aufrechter Lage. Die Pflanzen waren vorher in umgekehrter Lage gehalten worden.

In 3 Bestimmungen: Verminderung unter denselben Bedingungen.

In 2 Bestimmungen: Beschleunigung, wenn die Pflanzen wieder in die umgekehrte Lage gebracht wurden.

In 1 Bestimmung: Beschleunigung, wenn die Pflanzen zum drittenmale umgekehrt wieder in der Normallage gelassen wurden.

In Anbetracht dessen, dass die Bestimmungen bei Veränderung der aufrechten in umgekehrte Lage der Pflanzen keine konstanten Schwingungen in der Atmungsintensität ergeben haben, glaube ich, dass man nicht zum Schlusse berechtigt ist, dass Lageveränderung irgend einen Einfluss auf die Atmungsintensität ausübt. Diese Anschauung findet ihre Befestigung in der Tatsache, dass beim Beibehalten derselben Lage der Pflanze sich ebenfalls ansehnliche Schwingungen in gewissen Grenzen feststellen lassen (vgl. Versuch XVII). Meiner Ansicht nach sind diese Schwingungen auf andere Gründe zurückzuführen: Bei Veränderung der Lage ist bekanntlich die Pflanze zu grösserer Arbeitsleistung gezwungen, um die günstige Stellung der Organe zu erreichen. In diesen Fällen also, wo die Zunahme der Atmungsenergie nachgewiesen wurde, könnte diese Tatsache in der vergrösserten Arbeitsleistung ihre Erklärung finden.

Man darf jedoch nicht vergessen, dass die individuellen Eigenschaften der Pflanzen und ihrer einzelnen Organe auch von Bedeutung sein können.

Die oben angeführten Versuche haben keinen Anspruch auf die erschöpfende Entscheidung der Frage nach der Bedeutung der Lage der Pflanzen für die Atmung, wie auch nach der Frage des Einflusses der Schwerkraft auf die Atmungsintensität. Es bedarf hier noch einer langen Reihe eingehender Experimente mit Hilfe des Rotationsapparates und Klinostaten, welche die Entscheidung dem Ziel näher bringen werden.

Beiträge zur Anatomie der Krustenflechten

von

Eugen Lang.

Einleitung.

Nach den klassischen Untersuchungen Schwendeners über den Flechtenthallus hätte man erwarten dürfen, dass auch der Anatomie der Krustenflechten ein grösseres Interesse zugewendet, dass jene vorbildlichen Untersuchungen auf diese so vielgestaltige und formenreiche Flechtenabteilung ausgedehnt werden würde. Bekanntlich ist dies bis heutigen Tages nicht der Fall gewesen.

Nur gering ist die Zahl derer, die sich dem Studium der Krustenflechten gewidmet haben. Die Untersuchungen von Steiner, Zukal, Bachmann, Fünfstück, Lindau, Reinke und in neuester Zeit Bitter, welche in dieser Beziehung fast allein nur in Betracht kommen, hatten noch dazu nicht ausschliesslich die Klarstellung des anatomischen Aufbaus der Krustenflechten zum Ziele. Jene Arbeiten gingen vielmehr von Fragestellungen aus, welche entweder ganz oder doch zu einem grossen Teil nicht auf anatomischem Gebiete lagen. Die Anatomie der Krustenflechten wurde dementsprechend immer nur soweit in das Bereich der Untersuchungen gezogen, als dies als Mittel zum Zweck erforderlich war.

Noch weniger wurden Untersuchungen über die Beziehungen zwischen äusseren Einflüssen und dem anatomischen Aufbau der Krustenflechten angestellt. Alles, was wir in dieser Beziehung wissen, verdanken wir den Arbeiten von Reinke, Bachmann, Fünfstück und Bitter, wenn wir von den gelegentlichen Ergebnissen untergeordneter Art anderer Autoren absehen. Aus den wenigen vorliegenden Forschungen in letzterer Beziehung lässt sich indes bereits erkennen, dass die Körperform der Flechten keineswegs lediglich nur aus dem Konsortium resultultiert, sondern dass

vielmehr die morphologische Individualität in mehr oder minder weit gehender Weise durch äussere Faktoren beeinflusst wird.

Bachmann und Fünfstück zeigten beispielsweise, dass unter bestimmten Voraussetzungen Einflüsse auf den Chemismus des Flechtenthallus stattfinden, Bitter, dass die Ausbildung der Früchte bei ein und derselben Pyrenula-Art unter der Einwirkung verschiedener Substrate so abweichend ausfällt, dass die Lichenologen zur Unterscheidung verschiedener Formen geschritten sind.

Welchen Einfluss hat aber das Substrat auf die gesamte Ausbildung speziell des Thallus der Krustenflechten? Die Beantwortung dieser Frage war der Gegenstand nachstehender Untersuchungen, welche im botanischen Institut der Kgl. Technischen Hochschule zu Stuttgart ausgeführt wurden. Wie die Ergebnisse meiner Untersuchungen zeigen werden, ist die Antwort so ausgefallen, dass die Flechtensystematik viel mehr wie seither den Substratverhältnissen Beachtung schenken muss.

Schon im Voraus sei es ausgesprochen, dass sehr wahrscheinlich gar manche Spezies aus dem Heer der Kryoblasten sich als eine Substratform erweisen dürfte.

Das Untersuchungsmaterial wurde mir von Herrn Professor Dr. Fünfstück in Stuttgart in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt, wofür ich demselben auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

Ich gehe nunmehr dazu über, zunächst die Ergebnisse meiner Untersuchungen mitzuteilen.

Spezieller Teil.

Sarcogyne simplex (Dav.).

Das Untersuchungsmaterial stammte von Dolomitquadern in der Westenvorstadt von Eichstätt (fränkischer Jura). Das Substrat erwies sich überaus reich an Karbonaten.

Sehr interessant sind die Wandlungen in den Anschauungen der Lichenologen über die systematische Stellung sowohl der Gattung Sarcogyne als auch speziell der uns zunächst beschäftigenden Art S. simplex (Dav.). Sie seien deshalb zunächst in kurzen Zügen charakterisiert.

Die Flechte wurde zuerst von Davies als Lichen simplex beschrieben, ja sogar abgebildet (Tr. L. 1794, t. 28, Fig. 2). Der Name der Flechte fand aber später bei v. Flotow[1] keinen Beifall, weil er „sowohl mit dem inneren als äusseren Bau und ihrer Vielförmigkeit im Widerspruch stehe und denn doch manche atypische Lecideen-Formen in sich begriffen habe möge.“ v. Flotow entscheidet sich für den späteren Achariusschen Namen Psora privigna (Meth. p. 49). Die von Wallroth unter Patellaria simplex gegebene Beschreibung (Kompendium I, p. 348) hält v. Flotow für „höchst treffend.“

v. Flotow war der erste, welcher die Flechte näher untersuchte an Exemplaren, welche auf Granit am Kynast gesammelt worden waren. Die Untersuchung beschränkte sich ausschliesslich auf den Fruchtbau. Auf Grund seiner Beobachtungen stellte v. Flotow das Genus Sarcogyne auf und nannte unsere Flechte S. corrugata[2], den jugendlichen Entwicklungszustand derselben

---

[1] v. Flotow, Botan. Ztg.. 1851, p. 772.

[2] Derselbe, Botan. Ztg. 1851, p. 754.

S. corrugata α vilis. Während v. Flotow den Fruchtbau ziemlich eingehend und richtig darstellt, lässt sich das Gleiche in Bezug auf den Thallus nicht behaupten. Der genannte Forscher bezeichnet die Gattung Sarcogyne als thalluslos. Er meint, der gesamte Thallus sei auf eine dürftige, vom Excipulum eingeschlossene Schicht reduziert, welche bei der jugendlichen Form α vilis reich an Gonidien sei: „Thallus (i. c. hypothecium inferum medullare album quandoque strato gonimico instructum) excipulo inclusus." „Man dürfte vergebens nach Exemplaren der Sarcogyne mit freiem Thallus suchen." Paradox erscheint ihm zwar der Aufbau: „Doch sollten die Flechten nicht auch ihre Paradoxien haben können, ihre Früchte mit eingeschlossenem Thallus, wie umgekehrt die Phanerogamen die Ficus mit in der Frucht eingeschlossenen Blüten?" [1] Mit dieser Bemerkung setzt sich v. Flotow über den seltsamen Befund hinweg.

Auf Grund späterer Beobachtungen stellt v. Flotow die aufgegebene Gattung Psora wieder her und vereinigt mit ihr seine Gattung Sarcogyne: „Mir ist mit der Wiederherstellung von Psora ein Stein vom Herzen gefallen, denn ich kann nun auch meine Gattung Sarcogyne wieder einziehen, weil sie sich einigermassen, wenn auch etwas abweichend an Psora anreiht." [2] Unsere Flechte wird von ihm nunmehr bezeichnet als Psora (Sarcogyne) privigna Ach. α simplex (Dav.).

Die unsichere systematische Stellung der Flechte erhellt ohne Weiteres aus den zahlreichen synonymen Bezeichnungen, von welchen noch einige weitere angeführt seien: Lecidea simplex Hook. (Engl. Flor. Vol. v. P. I, p. 179); Opegrapha Persoonii β aporea, γ strepsodina (Ach. Univ. 247); Lecidea goniophila Flk.; Patellaria Clavus DC. (Fl. Franç. Edit. 3. Tom. II, p. 348).

Diese Unsicherheit würde gewiss nicht entstanden sein, wenn nicht allen Autoren, welche sich mit der fraglichen Flechte befassten, ohne Ausnahme das Vorhandensein des Thallus entgangen wäre. Auch Körber [3] sagt von unserer Flechte „thallus leprosus subnullus" und hebt ausdrücklich hervor, dass sie niemals auf Kalk

---

[1] v. Flotow, Botan. Ztg. 1851, p. 758.
[2] Derselbe, l. c., p. 771.
[3] Körber, Systema lichenum, Breslau 1885, p. 266.

vorkomme. Noch in seinen Parerga[1] heisst es, dass ein Thallus nicht vorhanden sei und ebenso fand auch Winter[2] „keinen eigentlichen Thallus.“

Alle späteren Angaben in den lichenologischen Publikationen bis auf die Gegenwart fussen auf den im Vorstehenden mitgeteilten Tatsachen. So heisst es auch in der Beschreibung der Flechte bei P. Sydow[3]: „Kruste meist ganz fehlend, oder nur aus zerstreuten Körnchen bestehend.“

Das von mir untersuchte Material war auf Dolomit gewachsen, auf dem Gestein selbst war von einem Thallus nichts zu bemerken, dagegen sassen die Apothecien oft als dichte schwarze Haufen auf dem Substrat.

Nach dem vorsichtigen Lösen des Gesteins in Salzsäure stellte sich die überraschende Tatsache heraus, dass ein sehr stattlicher Thallus vorhanden war. Auf eine ziemlich dünne Rinde folgt eine 600—700 μ starke Gonidienschicht, die Gonidien selbst sind gelbgrün, 4—5 μ dick, rundlich, zu dichten Nestern vereinigt, umsponnen von wirr verschlungenen Hyphen, die niemals Öl enthielten.

Der Rindenschicht aufsitzend, fanden sich Knäuel brauner, rosenkranzartig ausgestalteter Hyphen, welche einem fremden Pilz angehören. Diese Hyphen ragen nur wenig in die Gonidienschicht hinein, indem sie vereinzelt Fortsätze nach unten treiben.

Der in das Substrat versenkte Teil des Thallus besteht aus teilweise zarten, unseptierten, dicht verschlungenen Hyphen, dadazwischen finden sich zu Bündeln vereinigte Hyphen, die Öl führen, und echte Sphäroidzellen. Letztere waren teilweise schon entleert und zeigten mehr oder minder braune Farbe. In einer Tiefe von 10 mm fand ich noch zahlreiche echte Sphäroidzellen (Fig. 1), die zu Bündeln an einander gereiht waren, daneben waren auch braune entleerte Ölzellen (Fig. 2) und zarte, unseptierte Hyphen vorhanden. (Fig. 3.) Ähnliche Verhältnisse waren in besonders günstigen Fällen selbst noch in einer Substrattiefe von 15 mm anzutreffen. (Fig. 4.)

[1] Körber, Parerga lichenologica, Breslau 1865, p. 236.
[2] Winter, Zur Anatomie einiger Krustenflechten, Flora 1875, p. 132.
[3] P. Sydow, Die Flechten Deutschlands, Berlin 1887, p. 222.

Um feststellen zu können, wie weit die Flechten in das Gestein eindringen, bediente ich mich einer scharfen und gut gehärteten



Fig. 1. **Sarcogyne simplex** (Dav.). Noch nicht entleerte Sphäroidzellen aus einer Substrattiefe von 10—15 mm. $^{585}/_{1}$.



Fig. 2. **Sarcogyne simplex** (Dav.). Entleerte Sphäroidzellen, 10 mm tief aus dem Gestein. $^{585}/_{1}$.

Zange, mit der ich in senkrechter Richtung dünne Stücke abspaltete und diese dann nach dem Abmessen mit dem Massstab wieder in Querstückchen zerschnitt, die ich in verdünnter Salzsäure löste.

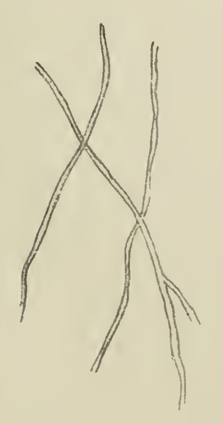


Fig. 3. **Sarcogyne simplex** (Dav.). Normale Hyphen aus 15 mm Tiefe. $^{240}/_{1}$.

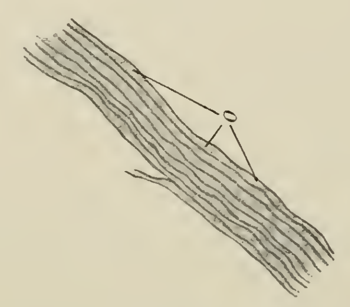


Fig. 4. **Sarcogyne simplex** (Dav.). Ölhyphenbündel aus 15 mm Tiefe. Das Substrat war kieselsäurehaltig und kalkarm. o = Öl. $^{585}/_{1}$.

Es ergibt sich aus den mitgeteilten Tatsachen, dass S. simplex (Dav.) nicht etwa nur einen dürftigen, sondern sogar einen sehr

stattlichen Thallus besitzt, welcher vollständig im Substrat (sehr reiner Dolomit) verborgen ist. Die Flechte ist somit als ausgesprochen endolithisch zu bezeichnen. Ferner ist die Tatsache bemerkenswert, dass die Gonidienregion relativ schwach entwickelt ist, beträgt sie doch nach den mitgeteilten Abmessungen nur den 30.—20. Teil der Gesamtmächtigkeit des Flechtenkörpers.

Bei einem auf silikatreichem Kalkstein gewachsenen Exemplar fehlten die Sphäroidzellen, es waren hier nur zu Bündeln vereinigte Ölhyphen mit spärlichem Ölgehalt vorhanden.

Diese Erscheinung, welche ich im Laufe meiner Untersuchungen noch öfter beobachtete, spricht sehr für die von Fünfstück[1] vertretene Auffassung, dass die Fettproduktion im Zusammenhang steht mit der durch die Abscheidungen der Flechtenhyphen aus den Kalksalzen in Freiheit gesetzten Kohlensäure, denn wie Fünfstück habe auch ich stets beobachtet, dass die Fettbildung um so reichlicher war, je grösser der Gehalt des Substrats an kohlensauren Salzen.

Es leuchtet ein, dass unter solchen Umständen ein richtiges Verständnis der Ausgestaltung des Flechtenkörpers nur dann gewonnen werden kann, wenn die petrographischen Verhältnisse des Substrats genügend bekannt sind. Für diese Forderung ist bereits Fünfstück mit Nachdruck eingetreten. Es genügt nicht, nur zu sagen, eine Flechte wachse „auf Kalk", „auf Dolomit", denn diese Gesteine sind in ihrer chemischen Zusammensetzung sehr grossen Schwankungen unterworfen. Sie sind oft überaus reich an Thon und Silikaten, z. B. auf der schwäbischen Alb gerade in der dolomitischen Region. Sie sehen oft aus wie Dolomit, können bekanntlich sogar vom Geologen verkannt werden, obschon sie nichts anderes sind als weisse Hornsteine, der Rückstand der Verwitterung der kalkig-dolomitischen Sedimente des oberen Weissjura.

Die Apothecien sitzen, wie schon erwähnt auf dem Substrat, oft in dichten Massen. Ihr Aufbau wurde bereits von v. Flotow eingehend und zutreffend beschrieben.

Zwischen den keuligen, schmalen Schläuchen mit sehr zahl-

---

[1] M. Fünfstück, Die Fettabscheidung der Kalkflechten in „Beitr. zur wissenschaftl. Bot." 1895, I. p. 157 ff.

reichen bakterienähnlichen Sporen finden sich kräftig entwickelte, vielfach verzweigte braune Hyphen eines parasitischen Pilzes, desselben, den wir schon auf der Rindenschicht antrafen. Völlig entwickelte Apothecien sind in der Regel nach den verschiedensten Richtungen hin von den in Rede stehenden Parasiten durchwuchert und werden dadurch erheblich geschädigt. Dieser Pilz scheint sehr verbreitet zu sein, denn es gelang mir trotz Durchmusterung reichen Materials von verschiedenen Standorten (Württemberg, fränkischer Jura, Tirol) nicht, parasitenfreie Individuen aufzufinden. Eine nähere Bestimmung war nicht möglich, weil ich niemals Früchte auffinden konnte.

Wie wir oben gesehen haben, entwickelt sich der fragliche Pilz auf dem Thallus relativ dürftig; sein Mycel dringt in Form einzelner kurzer Zweige nur bis in die obere Region der Gonidienschicht des Wirtes ein. In den Sarcogyne-Apothecien dagegen findet das Umgekehrte statt: hier ist die vegative Entwicklung ungemein üppig, ohne Zweifel infolge besonders günstiger Ernährungsbedingungen. Letztere sind wahrscheinlich die Ursache, dass es nicht zur Fruchtbildung kommt.

Die besseren Ernährungsbedingungen in den Apothecien können nur auf dem besonderen Chemismus der letzteren beruhen, durch welchen spezifische, der Entwicklung zuträgliche Stoffe produziert werden. Die fragliche Erscheinung steht nicht ohne Analogie da, sind ja doch schon eine grosse Zahl Flechtenparasiten bekannt geworden, deren gesamte Entwicklung sich nur in den Früchten der Wirtspflanze zu vollziehen vermag.

An späterer Stelle soll eine Erscheinung behandelt werden, welche einen weiteren Beleg für diesen interessanten Parasitismus liefert.

Sarcogyne pruinosa (Smrft.) Kbr.

Ich untersuchte zunächst Pflanzen, welche sich auf sehr reinem an Karbonaten reichem Kalkstein von Eichstätt (fränk. Jura) angesiedelt hatten.

Auch von dieser Flechte sagt Körper[1]: „Thallus lebrosus

[1] Körber, Systema Lichenum, Breslau 1885, p. 267.

albidus subnullus." Ebenso heisst es noch später in seinen Parerga [1] „Das charakteristische dieser Spezies beruht in dem fehlenden Thallus." In den Beschreibungen der Lichenologen bis auf die jüngste Zeit wird der Thallus ohne Ausnahme als „zart", „undeutlich", jedenfalls als dürftig bezeichnet.

Die Flechte bildete auf dem Gestein einen bräunlichen dünnen Überzug, die Apothecien sitzen in dichten Häufchen beisammen und haben braunschwarze Farbe. Nach der Entkalkung hinterblieb auch bei dieser Art ein stattlicher, bräunlich-grüner Thallus mit gelbbraunem Überzug. Die Rindenzone des Thallus besitzt eine Mächtigkeit von etwa 20—25 μ und besteht aus sehr feinen, senkrecht wachsenden Hyphen. Die ganze Rindenschicht ist stark zerklüftet, in ihr eingebettet finden sich zahlreiche, braune Hyphenmassen, die wie bei Sarcogyne simplex aus rosenkranzartig aneinander gereihten braunen Hyphenzellen bestehen und auch hier einem fremden Pilz wie dort angehören, der offenbar derselbe ist.

Bachmann[2], welcher die vorliegende Flechte ebenfalls untersuchte, spricht von Hyphenknäulen der Rindenzone, die braun gefärbt sind und meint damit ohne Zweifel die angeführten Hyphen, die er wohl irrtümlich für eine normale Bildung gehalten hat.

Die Gonidienschicht ist etwa 175—200 μ stark, die Gonidien sind hellgrün und haben 3—4 μ im Durchmesser. Sie sind zu Schnüren aneinander gereiht, welche in verschiedenen Windungen, oft nebeneinander, oft verschmelzend verlaufen, die sie umspinnen. Die Hyphen bilden ein dichtes, zartes Geflecht, sind ziemlich lang, dünn und auf weite Strecken unseptiert.

Ölhyphen und Sphäroidzellen finden sich in dieser Hyphenschicht nirgends, jedoch zeigen sich schon dicht unter der Gonidienschicht in dem aus zarten, engverflochtenen Hyphen bestehenden Rhizoidteil des Thallus dickere, ölführende Hyphen, die aber noch nicht völlig mit Fett erfüllt sind, so dass man im Innern der Hyphen zahlreiche, das Licht stärker brechende Öltröpfchen erkennen kann. (Fig. 5.) Etwas tiefer finden sich ganze Komplexe von Sphäroidzellen und einzelne kugelig aufgeblasene Hyphen mit Öl (Fig. 6 und 7).

---

[1] Körber, Parerga Lichenologica, Breslau 1865, p. 236.

[2] E. Bachmann, Thallus der Kalkflechten; wissenschaftliche Beilage zum Programm der städtischen Realschule zu Plauen i. Vogtland, 1892.

Hier befinde ich mich im Widerspruch mit Bachmann[1] der angibt, dass bei Sarcogyne pruinosa Sphäroidzellen vollständig fehlen. Selbst noch in einer Tiefe von 15 mm fand ich neben zarten, langge-

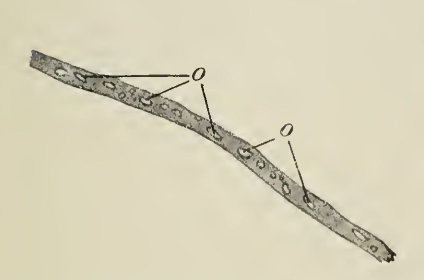


Fig. 5. **Sarcogyne pruinosa** (Smrft.) Kbr. Eine Ölhyphe aus 10 mm Tiefe. o = Öl. $^{585}/_{1}$.

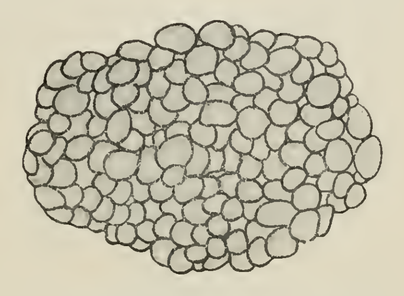


Fig. 6. **Sarcogyne pruinosa** (Smrft.) Kbr. Sphäroidzellkomplex aus 10 mm Tiefe. $^{585}/_{1}$.

streckten und dicht verflochtenen Hyphen, dickere, ölführende oft zu Bündeln vereinigte Hyphen und kugelige Komplexe von Sphäroidzellen. Die Mächtigkeit des Thallus übertrifft somit um rund das 70fache diejenige der Gonidienschicht.

Die abweichenden Angaben Bachmanns bezüglich des Vorkommens von Sphäroidzellen würden sich nach meinem Dafürhalten leicht als nur scheinbare erweisen lassen, wenn der genannte Autor genauere Mitteilungen über die Beschaffenheit des Substrats seines Untersuchungsmaterials gemacht hätte. Bachmann hat offenbar Individuen untersucht, welche auf einer an Silicaten reichen und Karbonaten armen Unterlage gewachsen waren. Ich habe im Verlauf meiner Untersuchungen stets beobachtet, dass das Substrat von grossem Einfluss auf die Entwicklung des ganzen Thallus ist. So fand ich auch nicht bestätigt, dass „der Abstand der Gonidienzone oder was dasselbe ist, die Dicke der

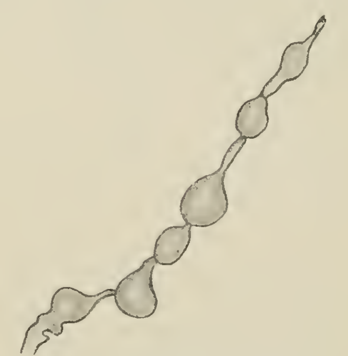


Fig. 7. **Sarcogyne pruinosa** (Smrft.) Kbr. Sphäroidzellen aus dem inneren Teil des Thallus. $^{585}/_{1}$.

[1] Bachmann, l. c., p. 7.

Rindenzone bei ein und derselben Spezies recht beständig ist", wie Bachmann[1] angibt. Dies ist durchaus nicht der Fall, ich habe vielmehr gefunden, dass die Mächtigkeit der Rindenzone je nach dem grösseren oder geringeren Gehalt des Substrats an Karbonaten sehr beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. Es ist in Fällen, wie den vorliegenden, unerlässlich, den petrographischen Charakter

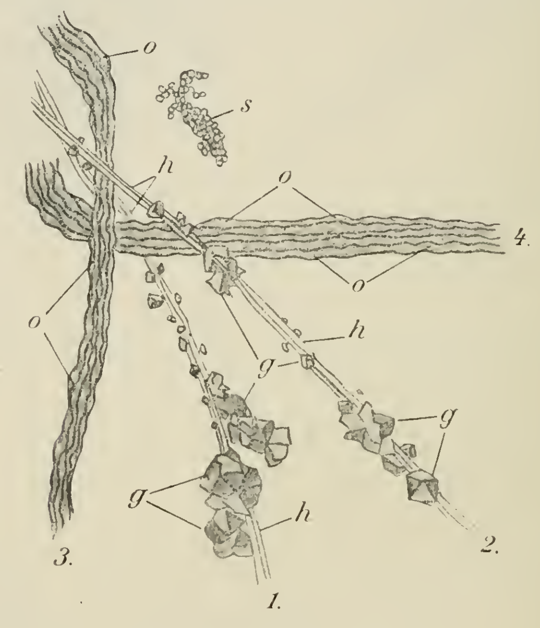


Fig. 8. **Sarcogyne pruinosa** (Smrft.) Kbr.
1 und 2 Hyphen ohne Öl, mit Substratstückchen, die nach der Behandlung mit Salzsäure zurückblieben. h = Hyphen, g = karbonatfreie Substratpartikelchen, 3 und 4 ölhaltende Hyphenbündel, die in Kalk gebettet waren, der nach der Behandlung mit Salzsäure völlig verschwunden ist. o = Öl, s = ein Komplex von Sphäroidzellen. $^{240}/_1$.

des Substrats hinreichend genau anzugeben, was Bachmann unterlassen hat. Dass dies in der Tat notwendig ist, namentlich in Beziehung auf das Vorkommen von Ölzellen, fand ich durch eine weitere Beobachtung in überzeugender Weise bestätigt.

Es stand mir Untersuchungsmaterial zur Verfügung, das auf

[1] Bachmann, l. c., p. 5.

silikatreichem Kalk gewachsen war. Bei der Untersuchung des Rhizinenteils bot sich nun ein Bild, wie ich es in Fig. 8 gezeichnet habe. Einige Hyphenstränge, die das Kieselsäure haltende Gestein durchwachsen hatten, sahen aus wie mit Zuckerstückchen kandiert, da an ihnen noch feine Kiestlsäurepartikelchen hingen. In diesen Hyphen fand sich keine Spur von Öl, dagegen lagen dicht daneben dicke Hyphenbündel, völlig vom Gestein befreit, die, wie Dünnschliffe lehrten, ganz in Kalk gebettet gewesen waren, voll von Öl; hier fanden sich auch Sphäroidzellen. Dieses interessante Ergebnis ist zugleich ein weiterer Beleg für die Richtigkeit der von Fünfstück[1] vertretenen Anschauung über die Fettbildung der Kalkflechten. Denn wie Fünfstück so habe auch ich stets gefunden, dass die Fettbildung um so reichlicher ist, je reicher das Substrat an Karbonaten ist.

Wäre, wie Zukal[2] meint, das Fett ein von den Gonidien erzeugter Reservestoff, so wäre wohl anzunehmen, dass dieser Reservestoff zum Zwecke der von Zukal behaupteten Speicherung in der unteren Thallusregion gleichmässig durch die Hyphen transportiert würde und dass nicht von Hyphenstücken, die wie hier so nahe bei einander liegen, die einen gar kein Fett, die andern sehr viel enthalten.

Fünfstück hat in seiner angeführten Arbeit die beiden von mir untersuchten Sarcogyne-Arten nicht aufgeführt, wohl deshalb, weil er sich auf Körbers und anderer Angaben, dass diese Arten einen sehr dürftigen Thallus besitzen, verlassen hat.

Der in den Apothecien von Sarcogyne simplex vorkommende Pilz findet sich in den Früchten von S. pruinosa nicht, obschon er in der Nähe der Apothecien auftritt. Aus diesem Umstand lässt sich der Schluss ziehen, dass der Chemismus der Früchte der beiden Sarcogyne-Arten erheblich von einander abweicht.

Kurz rekapituliert ergibt sich aus den mitgeteilten Beobachtungen, dass sowohl Sarcogyne simplex als auch Sarcogyne pruinosa

---

[1] M. Fünfstück, Die Fettabscheidung der Kalkflechten in „Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik“, Band I. 1.

[2] Zukal, Über das Vorkommen von Reservestoffbehältern bei Kalkflechten. Botan. Zeitg. 1886. Sp. 769.

unter bestimmten Voraussetzungen einen stattlichen Thallus entwickeln, dass beide Flechtenarten in Bezug auf die Ausgestaltung desselben in empfindlicher Weise auf den Charakter des Substrats reagieren. Je tiefer der Thallus sich in die Unterlage einsenkt, desto geringer ist die relative Mächtigkeit der Gonidienzone.

Sarcogyne latericola Steiner.

Um einen Vergleich mit den beiden bisher besprochenen Sarcogyne-Arten ziehen zu können, untersuchte ich die genannte Flechte, welche jüngst von Steiner auf Dachziegeln einer Mauer bei Klagenfurt gefunden und als eine neue Spezies beschrieben wurde. Da die Unterlage aus einem von Karbonaten freiem Silikat bestand, so dürfte von der Untersuchung gerade dieses Materials wertvoller Aufschluss über die Abhängigkeit der Entwicklung vom Charakter des Substrats erwartet werden.

Die Flechte bildet auf ihrer Unterlage eine bräunliche, dünne Kruste, welcher die Apothecien dicht gedrängt als grosse schwärzliche Näpfchen aufsitzen.

Zur weiteren Untersuchung löste ich mit einem scharfen Messer vorsichtig Stücke des Thallus vom Gestein los. Solche Stücke wurden sorgfältig vom anhaftenden Gestein befreit und dann Querschnitte hergestellt.

Die Rindenschicht hat eine Dicke von 25—30 μ. Auch hier fanden sich der Rinde aufsitzend und nur wenig in sie eindringend braune, rosenkranzartig aneinander gereihte Hyphen, die einem fremden Pilz angehören.

Die Gonidienschicht besitzt eine Mächtigkeit von ca. 80 μ. Die Gonidien sind gelbgrün, länglich, ca. 3 μ breit, 7 μ lang, zu Nestern vergesellschaftet. Zwischen den einzelnen Nestern findet sich Hyphengewebe von ziemlich erheblicher Ausdehnung.

Die Basalschicht des Thallus von relativ sehr geringer Mächtigkeit besteht aus sehr spärlich septierten, dicht verschlungenen und verquollenen Hyphen. Die Flechte dringt nicht in das Gestein ein, was ich dadurch feststellte, dass ich nach Entfernung der Flechte vom Gestein von letzterem Stückchen loslöste

und zerrieb, bis das Material der mikroskopischen Abmusterung zugängig war.

Es zeigten sich nirgends auch nur Spuren von Hyphen. In den Apothecien, deren Form und Aufbau ganz mit Sarcogyne simplex übereinstimmt, fanden sich auch hier zwischen den schmalen Schläuchen Hyphen eines fremden Pilzes, welcher höchst wahrscheinlich mit dem in den Apothecien von Sarcogyne simplex beobachteten identisch ist.

Trotz sorgfältigster Durchmusterung des gesamten Thallus konnte ich niemals Fettabscheidungen beobachten, welche über das Mass derjenigen typischer Silikatlichenen hinausgegangen wären, niemals waren auch nur Andeutungen von Ölhyphen oder Sphäroidzellen vorhanden. Wir finden also auch hier die Beobachtung bestätigt, dass auf von Karbonaten freiem Substrat die Fettproduktion unterbleibt.

Aber auch noch in einer anderen Beziehung besitzt der anatomische Aufbau der in Rede stehenden Flechte ganz besonderes Interesse. Bei den auf Kalk bezw. Dolomit vegetierenden Sarcogyne-Arten macht die Mächtigkeit der Gonidienschicht nur einen minimalen Bruchteil der Gesamtdicke des Flechtenkörpers aus (bei S. pruinosa nur rund $^1/_{70}$). Je mehr die Individuen endolithischen Charakter annehmen, desto mehr tritt relativ die Gonidienzone zurück.

Bei S. latericola ist es gerade umgekehrt: bei dieser extrem epilithischen Form beträgt die Gonidienschicht fast die Hälfte des übrigen Thallus. Es ist naturgemäss das Nächstliegende, diese Verschiedenheiten im Aufbau des Thallus mit der Beschaffenheit des Substrats in Zusammenhang zu bringen, dieselbe also nicht lediglich als eine Funktion des Konsortiums anzusehen. Ja es ist sogar in Hinblick auf die Übereinstimmung des Aufbaus der Apothecien von S. simplex und S. latericola die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass letztere Art nichts anderes ist, als eine Substratform der S. simplex, welche Vermutung bereits Fünfstück[1] ausgesprochen hat. S. simplex vermag auf den verschiedenen Substraten wohl die Früchte in gleicher Weise zu

[1] M. Fünfstück, Der gegenwärtige Stand der Flechtenforschung nebst Ausblicken auf deren voraussichtliche Weiterentwicklung. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1902. Bd. XX. Generalversammlungs-Heft I (p. 74).

entwickeln, nicht aber den Thallus, letzterer fällt eben auf der Silikatunterlage überaus dürftig aus mit relativ starker Förderung der Gonidienregion. Eine sichere Entscheidung darüber kann nur durch die Kultur der S. latericola Steiner auf einem an Karbonaten reichen Substrat herbeigeführt werden. Im Hinblick darauf, sowie auf die Feststellungen Bitters[1] an Pyrenula nitida bezw. Pyrenula nitida f. nitidella kann es kaum noch zweifelhaft sein, dass viele von den Lichenologen zur Zeit als gute Arten und Abarten angesehene Flechten nichts anderes als Substratformen sind. Es ist ferner Reinke[2] durchaus beizupflichten, wenn er die Meinung äussert, dass auf dem Wege der Kultur „wenn er gangbar sein sollte, wichtige Fragen über die Entstehung der Pflanzengestalten ihre experimentelle Lösung finden könnten."

Sporodictyon theleodes Smft. f. crusta obsoleta Th. Fr.

Das Substrat, auf welchem das Untersuchungsmaterial gewachsen war, bestand aus sandigem Dolomit vom Wendtal bei Heidenheim (Württemberg) und zeichnete sich durch homogene Zusammensetzung aus. Die kohlensauren Salze traten infolge des Vorhandenseins der reichlichen Silikatbeimengung zurück, waren aber noch in vorwiegender Menge und namentlich in gleichmässiger Verteilung vorhanden.

Nach den bisher gewonnenen Untersuchungsergebnissen steht zu erwarten, dass die Flechte ebenfalls tief in die Unterlage eindringt, eine verhältnismässig schwache gonimische Schicht besitzt und vielleicht ein weniger ergiebiger Fettproduzent ist, eben weil das Substrat nur zum Teil aus Karbonaten besteht.

Die Pflanzen bilden einen weisslichbraunen Überzug auf dem Gestein, die Perithecien sitzen als schwarze Häufchen auf dem Thallus. Der nach dem Lösen des Gesteins hinterbleibende Thallus ist stattlich, oberseits gelbgrau, unterseits braun und hier noch ziemlich dick. Auf eine ganz minimale Rinde folgt eine im Maximum

---

[1] Bitter, Georg, Über das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder; Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII, p. 59.

[2] Reinke, J., Abhandlungen über Flechten; Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVIII, p. 74.

etwa 200 μ starke Gonidienschicht, die Gonidien sind gelbgrün, bilden dicht an einander schliessende Gruppen, so dass die ganze Gonidienschicht ziemlich lückenlos erscheint.

Der basale Teil des Thallus bildet ein wirres Geflecht brauner hin- und hergebogener Hyphen mit dazwischen verlaufenden Ölhyphenbündeln. Noch in einer Tiefe von 6 mm fanden sich die gleichen Verhältnisse unverändert.

Leider war das mir vorliegende Material nur in bis höchstens 6 mm dicken Stücken eingesammelt worden, infolge dessen konnte ich nicht feststellen, ob sich in grösserer Tiefe noch Hyphen und namentlich Sphäroidzellen gefunden hätten. Allein aus dem bisher Mitgeteilten ergibt sich bereits, dass die Flechte in der Tat bis *zu erheblicher Tiefe in das Gestein eindringt und nur eine relativ dünne Gonidienschicht entwickelt.* Die Fettabscheidung ist als wenig beträchtlich zu bezeichnen, andernfalls hätten sich in einer Substrattiefe von 6 mm neben viel zahlreicheren typischen Fetthyphen Sphäroidzellen finden müssen.

Ausser den Wendtalflechten lag mir noch die Stammform vom Paneveggio in Südtirol vor. Dieselbe war auf *reinem Sandstein* gewachsen und bildete einen weisslichen Überzug auf demselben. Bei dieser Silikatflechte folgte auf eine braune Rindenschicht eine etwa 250—300 μ starke Gonidienschicht. Die Hyphen waren gar nicht ins Gestein eingedrungen. Nur etwa 1 mm tief fanden sich noch vereinzelte, wenig verzweigte und sehr spärlich septierte Hyphen. Ölhyphen oder Sphäroidzellen waren nirgends vorhanden.

Der vorstehend mitgeteilte Befund steht somit in völligem Einklang mit unseren bisherigen Beobachtungen: *je tiefer das Hyphensystem in das karbonatreiche Substrat eindringt, je reicher es sich hier entwickelt, desto mehr verschiebt sich in quantitativer Beziehung das Verhältnis zu Ungunsten der Gonidien. Es findet nur Fettabscheidung statt, wenn durch Lösen des Substrats von seiten der Hyphen in hinreichender Menge Kohlensäure frei wird.*

Eine weitere Bestätigung der soeben ausgesprochenen Sätze gewann ich durch die Untersuchung einer dritten Sporodictyon-Form

vom Paneveggio in Südtirol, welche sich auf Dolomit angesiedelt hatte. Es war Sporodictyon clandestinum Arn., welches makroskopisch keinerlei Andeutung eines Thallus zeigte, sondern nur schwarze Flecke — scheinbar ohne Zusammenhang — erkennen liess. Das Substrat erwies sich zwar auch nicht frei von Silikaten, aber viel reicher an Karbonaten, als dies bei meinem Untersuchungsmaterial von dem sandigen Dolomit aus dem Wendtal der Fall war.

Beim Lösen des Gesteins hinterblieb ein dünner, stark zerklüfteter Thallus. Da wo sich die schwarzen Flecke befanden, zeigten sich dunkelbraune, braun umränderte Punkte. Der Thallus selbst erschien grünlich gelb, überzogen von einem schwärzlichen Schleier, der sich sehr leicht von dem übrigen Thallus loslösen liess. Dieser schwärzliche Schleier bestand aus dunkelbraunen, dickwandigen Hyphen, daneben fanden sich aber auch heller gefärbte Hyphen aus runden, rosenkranzartig aneinander gereihten Zellen bestehend. Bachmann,[1] welcher die Flechte ebenfalls untersucht hat, bezeichnet diese Hyphen, an Zukal sich anschliessend, als „Deckhyphen“ und sagt von ihnen: „von diesen Deckhyphen aus dringen gleich gefärbte Einzelhyphen in den Kalk bis zu der sehr tief liegenden Gonidienzone, vereinigen sich aber nie zu Knäueln.“

Nach meinen Beobachtungen gehören aber die den schwärzlichen Schleier bildenden Hyphen gar nicht zur Flechte, sondern es sind die Hyphen eines auf der Flechte wuchernden fremden Pilzes. Dafür spricht schon, abgesehen von anderen Argumenten, dass sich der schwärzliche Schleier so leicht ablösen lässt. Zopf[2] hat solche, auf der Oberfläche des überfallenen Flechtenthallus sich hinziehende Hyphenfäden ebenfalls beobachtet, auch beobachtete er die häufige Umbildung solcher Pilzfäden mit langgestreckten Zellen in rosenkranzartig aneinander gereihte rundliche Zellchen, sogenannte Gemmenbildung. Ich habe die in Rede stehende Zopfsche Beobachtung in zahlreichen Fällen bestätigt gefunden. Derartige

---

[1] Bachmann, l. c. p. 8.

[2] W. Zopf, Untersuchung über die durch parasitische Pilze hervorgerufenen Krankheiten der Flechten. Nova acta, Abhandl. der kaiserl. Leop. Carol. Deutsch. kad. der Naturforscher. Band LXX. Nr. 2, p. 108 und 109.

Mycelien parasitischer, vielleicht richtiger saprophytischer Pilze treten speziell auf Krustenflechten ungemein häufig auf, wie ich ja bereits in einigen Fällen gezeigt habe. Wir werden im Verlauf der Untersuchung noch weitere kennen lernen.

Die Rinde unserer Flechte besass bei dem von mir untersuchten Material eine Dicke von 60 – 140 μ, während Bachmann[1] bis 200 μ angibt. In Übereinstimmung mit Bachmann[2] fand ich eine etwa 200 μ starke Gonidienschicht, die Gonidien selbst gelbgrün, ziemlich gross, in gekrümmte, kurze Reihen angeordnet, dazwischen grosse Lücken, die vom Substrat ausgefüllt waren. Der basale Teil des Thallus bildet ein engmaschiges Netz dicht verschlungener Hyphen und starker Bündel von Ölhyphen. In einer Tiefe von 9 mm fand ich ein wirres Netz von Hyphen mit kleinen Öltröpfchen und spärliche Komplexe von kugeligen Sphäroidzellen. Hier befinde ich mich im Widerspruch mit Bachmann,[3] der bei Sporodictyon clandestinum den gänzlichen Mangel von Sphäroidzellen betont. Trotzdem nehme ich keinen Anstand, die Beobachtungen dieses Autors für zutreffend zu halten. Er dürfte Pflanzen untersucht haben, die auf einer karbonatarmen Unterlage gewachsen waren, welcher Umstand das Fehlen von Sphäroidzellen erklären würde.

Der Aufbau von Sporodictyon clandestinum Arn. stimmt somit auf das Genaueste mit unseren bisherigen Untersuchungsergebnissen überein. Dem grösseren Gehalt des Substrats an Karbonaten entspricht auch hier eine vermehrte Ölabsonderung. Mit der stärkeren endolithischen Entwicklung des Hyphensystems hält diejenige der Gonidienzone nicht gleichen Schritt, letztere ist sogar nicht nur relativ, sondern absolut schwächer entwickelt als bei S. theleodes Smft., welche auf Sandstein kaum einen Millimeter tief in das Substrat einzudringen vermochte.

Die drei untersuchten Sporodictyon-Formen lassen deutlich die Abneigung erkennen, sich auf einem reinen Karbonat anzusiedeln, wir trafen sie immer nur auf einer mehr oder minder silikathaltigen Unterlage an. Dementsprechend kommt es bei ihnen

---

[1] Bachmann, l. c. p. 5.

[2] Derselbe, l. c. p. 5.

[3] Derselbe, l. c. p. 7.

auch zu keiner ergiebigen Fettabscheidung. Dem chemischen Charakter des Substrats entsprechend, finden wir bei den vorliegenden Sporodictyon-Formen alle Übergänge zwischen typisch endolithischer und epilithischer Entwicklung mit dünner bezw. dicker Gonidienschicht. Die Beschaffenheit des Substrats ist von so wesentlichem und konstantem Einfluss auf den Entwicklungsgang dieser Flechten, dass aus ihrem anatomischen Aufbau mit Sicherheit auf die Zusammensetzung der Unterlage geschlossen werden kann.

Jonaspis heteromorpha Kplh.

Die Flechte bildete auf sandhaltigem Kalkstein von Südtirol einen bräunlichen Überzug. Nach dem Lösen des Gesteins hinterbleibt ein ziemlich stattlicher, filziger Thallus von graubrauner Farbe.

Querschnitte durch den Thallus zeigten ein lockeres, zerklüftetes Gewebe, das allenthalben vom Gestein durchsetzt war.

Die Rinde erreicht eine Stärke von 20—30 μ, manchmal auch bis 60 μ. Derselben sitzen braune rundliche Hyphen auf, die teils zu Knäueln vereinigt, rosenkranzartig aneinander gereiht sind, teils auch langgestreckte Form zeigen. Ich konnte feststellen, dass diese Hyphen Fortsätze treiben, die bis in die Gonidienzone hinabreichen. Es handelt sich hier wiederum um einen fremden Pilz, welcher insofern bemerkenswert ist, als er sich allem Anschein nach in Bezug auf seine Ernährung nicht mit den Zersetzungsprodukten organischer Substanzen auf der Thallusoberfläche begnügt, sondern die Assimilate der Gonidien in Anspruch nimmt, ein Fall, welcher nach meinen Erfahrungen selten ist.

Die Gonidienschicht ist sehr wechselnd, im Mittel fand ich sie etwa 60 μ stark.

In geringer Entfernung unterhalb der Gonidienschicht fand ich auffallend dicke Ölhyphen, daneben schwächere Hyphen mit kleinen Öltröpfchen, alle wirr durcheinander laufend. Dasselbe Bild zeigte sich auch in einer Tiefe von 4 mm. Selbst noch 7 mm tief fand ich starke ölstrotzende Hyphen (Fig. 9) neben schwächeren mit zahlreichen winzigen Öltröpfchen. Vielfach waren die Hyphen durch die noch anhaftenden Silikatstückchen wie mit Zucker

kandiert. Auffallend war das gänzliche Fehlen von Sphäroidzellen, das Öl kommt lediglich in typischen Ölhyphen von sehr beträchtlichen Dimensionen zur Ablagerung, welche dafür in umso grösserer Zahl und sogar schon in der Nähe der Gonidien auftreten.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass auch bei der in Rede stehenden Flechte von ausgeprägt endolithischer Lebensweise der Aufbau unseren bisherigen Ermittelungen entspricht, insbesondere in Rücksicht auf die überaus dürftige Entwicklung der Gonidienschicht.

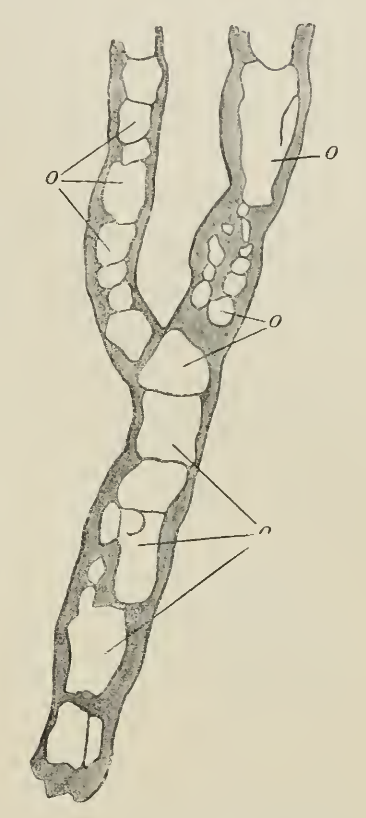


Fig. 9. **Jonaspis heteromorpha** Kplh. Ölführende Hyphe aus etwa 7 mm Tiefe. o = Öl. $^{585}/_{1}$.

Amphoridium Hochstetteri (Fr.) Arn.

Das Untersuchungsmaterial stammte von Anhausen (Württemberg) und war auf an Ton und Silikaten ziemlich reichen Kalksteinen gewachsen.

Die Flechte, welche bereits von Bachmann und von Fünfstück untersucht wurde, bildete auf dem von ihr besiedelten Gestein eine bräunliche schmutzige Kruste mit schwarzen vertieften Punkten, den Perithecien.

Nach dem Lösen des Gesteins hinterblieb ein stattlicher filziger Thallus, der mit einem weisslichgrauen Schleier mit schwarzen Punkten überzogen war.

Übereinstimmend mit Bachmann[1] fand ich die Dicke des Gesamtthallus etwa 10 mm.

[1] Bachmann, Der Thallus der Kalkflechten; Plauen 1892.

Die Gonidienzone beginnt fast am äussersten Thallusrand, eine Rinde war kaum nachzuweisen, während Bachmann[1] sie als mindestens 180 μ stark angibt. Ferner beträgt nach Bachmann[2] die Stärke der Gonidienschicht 300 μ, wogegen ich bei den von mir untersuchten Exemplaren als Maximum 150 μ fand. Für die Erklärung dieses abweichenden Befundes glaube ich mich darauf beschränken zu dürfen, auf meine Bemerkungen über die analogen Beziehungen bei Sporodictyon clandestinum zu verweisen. (p. 22.)

Die Gonidien sind ziemlich gross, rundlich, gelbgrün, zu dicken, gekrümmten und wellenförmigen Schnüren an einander gereiht, von Hyphen dicht umsponnen. Bachmann[3] beschreibt diese Hyphen als ölhaltig, wovon ich jedoch nichts bemerken konnte, sondern ich fand in Übereinstimmung mit Fünfstück[4], dass die Hyphen der Gonidienzone stets frei von Fett waren. — Zwischen den Hyphen der Gonidienzone fanden sich überall Knäuel brauner Hyphen aus teils rosenkranzartig aneinander gereihten, teils langgestreckten Zellen, welche zweifellos einem fremden Pilz angehören. Ich konnte indes in keinem einzigen Falle feststellen, dass dieser Pilz mit den Gonidien in Kontakt getreten wäre, wie wir es bei Jonaspis heteromorpha Kplh. kennen gelernt haben.

Der weisslichgraue Schleier, der den Thallus überzieht, besteht auch hier aus einem fremden Mycel, aus teils kugeligen, teils langgestreckten Zellen mit braun gefärbten Membranen, die kugeligen meist in dichten Knäulen in der Rinde und auf ihr sitzend. Von hier aus verlaufen langgliedrige Abzweigungen hinab in die Gonidienregion, wo sie sich zu den oben beschriebenen Knäulen formieren. Die üppigste Entwicklung dieser braunen Hyphen traf ich stets in der Umgebung des kohligen Gehäuses der Perithecien an. Hier findet also der Pilz die günstigsten Entwicklungsbedingungen, die in erster Linie wohl darin bestehen dürften, dass bei der Entwicklung der Flechtenfrucht zugleich Stoffe gebildet werden, welche dem fremden Mycel als Nahrung besonders zusagen.

[1] Derselbe, l. c. p. 5.
[2] Derselbe, l. c. p. 5.
[3] Bachmann, l. c. p. 17.
[4] Fünfstück, Fettabscheidung der Kalkflechten, p. 201.

Bachmann[1] beobachtete diese braunen Hyphen ebenfalls, nach seiner Darstellung gehören dieselben aber zur Flechte. Dies ist sicher nicht der Fall, denn ich konnte ihre Entwicklung und namentlich Einwanderung in den Flechtenthallus Schritt für Schritt verfolgen.

Der rhizoidale Teil des Thallus besteht aus auf weite Strecken unseptierten Hyphen, zwischen welchen dickere mit Öl erfüllte auftraten. Die ersten Sphäroidzellen fanden sich in einer Tiefe von etwa 5—6 mm, jedoch nur sehr spärlich, was auch bereits Fünfstück[2] beobachtet hat, während Bachmann[3] „den vollständigen Mangel an kugelförmig erweiterten Zellen" hervorhebt. Bachmann mögen die, allerdings sehr spärlich vorkommenden kugeligen Sphäroidzellen bei seinen Dünnschliffen entgangen sein, während sie sich an dem entkalkten Thallus leicht erkennen lassen.

Bevor ich dazu übergehe, die in Bezug auf Amphoridium Hochstetteri (Fr.) Arn. mitgeteilten Beobachtungen in Rücksicht auf die bisherigen Untersuchungsergebnisse zu erörtern, seien noch kurz zwei andere Amphoridium-Formen betrachtet, welche beide auf tonigsandigem Kalkstein in Südtirol gewachsen waren. Das Substrat derselben erwies sich noch ein wenig ärmer an Karbonaten als dasjenige des Untersuchungsmaterials von Anhausen, dafür aber war der tonig-sandige Anteil in sehr gleichmässiger Verteilung vorhanden.

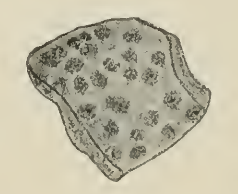


Fig. 10.
Amphoridium Hochstetteri (Fr.) Arn. f. obtectum Arn.
Nat. Grösse.

Die eine der Formen Amphoridium Hochstetteri (Fr.) Arn. f. obtectum Arn. überzieht das Gestein mit einer ganz dünnen rötlichbraunen Kruste, mit überaus charakteristischen, gleichmässig abgetönten zarten und doch sehr in die Augen fallenden dunklen Flecken. Ein von dieser Flechte besiedelter Kalkstein macht den Eindruck, als sei er mit Wassertropfen

[1] Bachmann, l. c. p. 16, 17, 18.

[2] Fünfstück, l. c. p. 201.

[3] Bachmann, l. c. p. 18.

besprengt worden, welchem der Führer, der bei der Einsammlung zugegen war, durch die treffende Bemerkung Ausdruck verlieh: „es sieht aus, als ob es anfängt zu regnen." Ich habe versucht, durch die Figur 10 das Habitusbild wiederzugeben, so gut es mir möglich war.

Nach dem Lösen des Gesteins hinterbleibt ein stattlicher Thallus, die schwärzlichen Flecke erscheinen jetzt als deutliche schwarze Punkte — die Perithecienmündungen, — umgeben von mehr oder weniger grossen bräunlichen Höfen. Dieselben bestehen aus Hyphen eines fremden Pilzes mit rosenkranzartig zusammenhängenden, kugeligen, teilweise auch langgestreckten hellbraunen Zellen, stetig dichter gelagert, je mehr sie sich den Perithecienmündungen nähern, aber nicht ins Innere derselben eindringend. Auch in der Rindenschicht breiten sich diese braunen Hyphen aus, bilden oft dichte Knäuel und senden auch vereinzelt senkrecht abwärts lange Hyphenzweige bis in die Gonidienzone hinab. Höchst wahrscheinlich treten sie indes nicht in Kontakt mit den Gonidien, denn ich konnte trotz sorgfältigster Abmusterung eines reichen Untersuchungsmaterials niemals einen solchen feststellen. Es dürfte sich vielmehr hier um eine analoge Erscheinung handeln, wie wir sie an der Stammform auf Kalkstein von Anhausen bereits kennen lernten. Allem Anschein nach werden in den Perithecien Stoffe produziert und nach aussen abgeschieden, welche für den Pilz ein weit besseres Nährmaterial bilden als sie der übrige Flechtenthallus bezw. seine Zersetzungsprodukte auf der Thallusoberfläche bieten. Für diese Annahme spricht die Tatsache, dass die Entwicklung des fremden Mycels an Mächtigkeit stetig abnimmt, je weiter es sich von den Perithecien entfernt.

Die Gonidienzone ist ca. 300—400 μ stark. Die Gonidien sind gelbgrün, treten in dichten kugeligen Komplexen auf, von welchen sich nach unten zu schnurförmige Reihen abzweigen. Die Gonidien sind von Hyphen dicht umsponnen, welche sich zu einem wirren Geflecht differenzieren.

Der basale Teil des Thallus besteht aus sehr langen, einfachen, dünnen verflochtenen Hyphen, an welchen ich keine Querwände auffinden konnte. Zwischen diesen zarten Mycelfäden verlaufen dickere Hyphen mit Fetttröpfchen.

In Übereinstimmung mit Fünfstück,[1] welcher dieselbe Form auf einem an Karbonaten reicheren Substrat untersuchte, fand ich in einer Tiefe von etwa 7 mm spärliche Sphäroidzellen, meist schon entleert, sowie dicht verschlungene Hyphen mit zahllosen Öltröpfchen.

Die dritte Amphoridium-Form, Amphoridium dolomiticum Mass. f. obtectum Arn. kennzeichnet sich makroskopisch nur durch einen weisslichen Überzug auf dem Gestein, mit eingesenkten schwärzlichen Punkten, der Perithecien. Wie Figur 11 deutlich erkennen lässt, zeigen die Perithecien eine auffallend regelmässige Anordnung in geraden Linien und regelmässigen Kurven. Ohne Zweifel handelt es sich hier um dieselben sekundären Sprossungen ascogener Hyphen, welche zuerst Krabbe[2] an Pertusaria communis beobachtet hat und deren häufiges Vorkommen jüngst von Fünfstück[3] konstatiert worden ist.



Fig. 11.
Amphoridium dolomiticum Mass. f. obtectum Arn.
Die Anordnung der Perithecien in bestimmten Linien und Kurven tritt deutlich hervor. Nat. Grösse.

Nach dem Lösen des Gesteins erhält man einen ziemlich dünnen Thallus, der auf der Oberseite einen schwärzlichen Schleier zeigt.

Die Rindenschicht des Thallus besteht aus braunen, dicht verschlungenen Hyphen, zwischen denen auch hier Knäuel kurzgliederiger, hellbrauner Hyphen eines fremden Pilzes auftreten. Die Gonidien sind gelbgrün. Sie bilden eine Schicht von sehr wechselnder Stärke und mannigfaltiger Ausgestaltung. Bald treten sie zu hin- und hergebogenen Bändern, bald zu dicht aneinander liegenden Gruppen zusammen, stets von den Hyphen des Flechtenpilzes dicht umsponnen. Wegen des überaus wechselnden Aufbaus der Gonidienregion ist es schwer, ein Durchschnittsmass für deren Mächtigkeit zu ermitteln. Ich beschränke mich deshalb auf die Angabe, dass die Gonidienschicht eine erheblich geringere

[1] Fünfstück, Fettabscheidung der Kalkflechten, p. 200.

[2] G. Krabbe, Entwicklung, Sprossung und Teilung einiger Flechtenapothecien; Botan. Ztg. 1882.

[3] M. Fünfstück, Der gegenwärtige Stand der Flechtenforschung etc.; Bericht d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XX, Generalversammlungs-Heft 1 (p. 67).

Mächtigkeit besitzt, als bei den beiden oben besprochenen Amphoridium-Formen.

Der Rhizinenteil des Thallus besteht aus dicht verschlungenen Hyphen, dazwischen treten dickere, ölführende Hyphen, jedoch keine Sphäroidzellen auf. Wie tief einzelne Stränge der Rhizoidhyphen in das Gestein eindringen, geht daraus hervor, dass ich noch in einem Tiefe von 10—12 mm zarte, dicht verschlungene Hyphen fand mit winzigen Öltröpfchen. Jedenfalls dringt die Flechte noch tiefer in das Substrat ein, jedoch konnte ich dies nicht weiter verfolgen, weil das mir zur Verfügung stehende Material nur in bis zu 12 mm dicken Stücken eingesammelt worden war.

Wenn wir die im Vorstehenden mitgeteilten Tatsachen überblicken, so ergibt sich zur Evidenz, dass auch der Aufbau des Thallus von Amphoridium in hohem Masse von der Beschaffenheit des Substrats abhängig ist. Alle drei Formen hatten sich auf einem Substrat entwickelt, das nur zum Teil aus Karbonaten bestand, dementsprechend fiel auch die Fettproduktion aus: auch im günstigsten Fall trafen wir, wie wir gesehen haben, nur auf vereinzelte typische Ölhyphen und spärliche Sphäroidzellen von bescheidenen Dimensionen. Alle untersuchten Individuen besassen einerseits eine Gonidienschicht von geringer Mächtigkeit

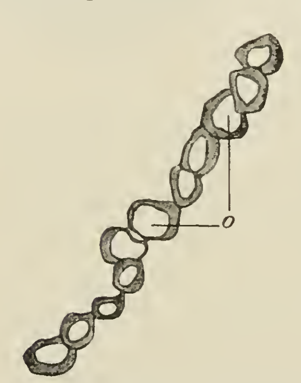


Fig. 12. **Sagedia subarticulata** Arn. Noch nicht entleerte Sphäroidzellen mit gequollener Membran aus dem inneren Teil des Thallus. o = Öl. $^{585}/_{1}$.

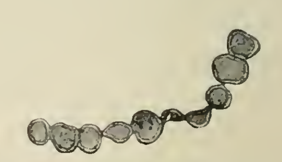


Fig. 13. **Sagedia subarticulata** Arn. Leere Sphäroidzellen aus derselben Partie des Thallus. $^{585}/_{1}$.

und waren andererseits tief in das Substrat eingedrungen, am tiefsten Amphoridium dolomiticum Mass. f. obtectum Arn. mit der dürftigsten Gonidienregion.

Genau die gleichen Beziehungen konnte ich an V e r r u c a r i a a l b i d a Arn. von demselben Standort und Substrat wie Ampho-

ridium Hochstetteri (Fr.) Arn. f. obtectum Arn. und A. dolomiticum Mass. f. obtectum Arn. feststellen, ebenso an Verrucaria calciseda D. C. auf karbonatarmem Kalkstein von Urach (Württemberg) und an Sagedia subarticulata Arn. auf Dolomit von Südtirol. Bei der zuletzt genannten Flechte war, entsprechend dem höheren Gehalt der Unterlage an kohlensauren Salzen, die Fettabscheidung reichlicher. 4 mm tief im Substrat fand ich neben Ölhyphen typische fetterfüllte Sphäroidzellen, daneben aber auch schon zahlreiche entleerte Sphäroidzellen von brauner Farbe. (Figur 12 und 13.)

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Sarcogyne simplex (Dav.) und S. pruinosa (Smrft.) Kbr. besitzen, entgegen der bisherigen Annahme, einen stattlichen Thallus von ausgesprochen endolithischem Charakter.

Beide Arten zeichnen sich durch das Vorhandensein typischer Sphäroidzellen und Ölhyphen, überhaupt durch reiche Fettabscheidung aus, welche umso grösser ist, je grösser der Gehalt des mit den Hyphen in Berührung tretenden Substrats an kohlensauren Salzen ist. Dies letztere gilt auch für die übrigen untersuchten Krustenflechten.

In allen untersuchten Fällen ist die anatomische Differenzierung des Thallus in weitgehender Weise von der Zusammensetzung der Unterlage abhängig: je ausgeprägter die endolithische Natur hervortritt, desto dürftiger ist die Gonidienregion entwickelt. Infolge dieses empfindlichen Reaktionsvermögens kann ein und dieselbe Art auf verschiedenen Unterlagen sehr verschiedenen morphotischen Charakter erlangen, auf welche Erscheinung die Flechtensystematik viel mehr als seither Rücksicht zu nehmen haben wird.

Die bei Sporodictyon clandestinum Arn. und anderen Krustenflechten bisher als „Deckhyphen" bezeichneten Gebilde sind keine besonderen Differenzierungen des betreffenden Flechtenthallus, sondern nichts anderes als die Hyphen eines fremden, parasitischen bezw. saprophytischen Pilzes.

Bei der fraglichen Flechte treten ferner nicht nur starke Bündel von Ölhyphen, sondern unter bestimmten Verhältnissen auch echte Sphäroidzellen auf, ebenso bei Amphoridium Hochstetteri (Fr.) Arn.

Verschiedene, sich stets gleichbleibende Erscheinungen sprechen dafür, dass in den Früchten zahlreicher Flechten Stoffe produziert und nach aussen abgeschieden werden, welche für die Mycelien fremder Pilze ein gutes Nährmaterial bilden.

Preis- und Inhaltsangabe

der ersten drei Bände der

Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik.

Herausgegeben von **Prof. Dr. M. Fünfstück.**

Erster Band. Mit 48 Tafeln, komplett geheftet, ermässigter Preis (statt M. 81.—) Mk. 46.—.

Inhalt:

Lutz, K. G., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse.
Rumm, C., Zur Kenntnis der Wirkung der Bordeauxbrühe und ihrer Bestandteile auf Spirogyra longata und die Uredosporen von Puccinia coronata. Mit 1 Tafel.
Fünfstück, M., Die Fettabscheidungen der Kalkflechten. Mit 3 Tafeln.
Kolkwitz, R., Untersuchungen über Plasmylose, Elastizität, Dehnung und Wachstum an lebendem Markgewebe.
Westermaier, M., Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. Mit 2 Doppeltafeln.
Jahn, E., Ueber Schwimmblätter. Mit 1 Tafel.
Grüss, J., Ueber das Eindringen von Substanzen, besonders der Diastase in das Stärkekorn. Mit 1 Tafel.
Fünfstück, M., Die Fettabscheidungen der Kalkflechten. Nachtrag.
Müller, N. J. C., Beiträge zur Kenntnis der Bakterien. I. Bakterien der Gewässer und Theorie der Kulturbelage. Mit 40 Tafeln.

Zweiter Band. Mit 5 Tafeln, einer Doppeltafel und 58 Abbildungen im Text, komplett geheftet M. 25.—

Inhalt:

Rimbach, A., Die kontraktilen Wurzeln und ihre Thätigkeit. Mit 2 Tafeln.
Wieler, A., Die gummösen Verstopfungen des serehkranken Zuckerrohres. Mit 1 Tafel und 23 Abbildungen im Text.
Wieler, A., Beiträge zur Anatomie des Stockes von Saccharum. Mit 2 Tafeln.
Gregory, A., Die Membranverdickungen der sog. Querzellen in der Fruchtwand des Roggens.
Müller, N. J. C., Untersuchungen über Atmung und Energie in der Pflanze, Mit 33 Abbildungen im Text.
Nordhausen, M., Zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge im Verdickungsringe der Dikotylen. Mit 1 Doppeltafel.
Küster, E., Ueber Wachstum der Knospen während des Winters. Mit 2 Abbildungen im Text.

Dritter Band. Mit 35 Tafeln und 23 Abbildungen im Text, komplett geheftet M. 35.—.

Inhalt:

Müller, N. J. C., Untersuchungen über pathogene Bakterien. II. (Schluss.) Mit 29 lithographierten Tafeln und 3 Abbildungen im Text.
Rimbach, A., Das Tiefenwachstum der Rhizome. Mit 10 Abbildungen im Text.
Weinrowsky, P., Untersuchungen über die Scheitelöffnungen der Wasserpflanzen. Mit 10 Abbildungen im Text.
Muth, F., Zur Entwicklungsgeschichte der Skrophulariaceen-Blüte. Mit 6 Tafeln.
Fünfstück, M., Lichenologische Notizen.

Beiträge

zur

Wissenschaftlichen Botanik.

HERAUSGEGEBEN

von

Prof. Dr. M. Fünfstück.

BAND V.

ABTEILUNG 2.

STUTTGART.
A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann).
1906.

INHALT.

Mitteilung an die Autoren. Das Honorar beträgt M. 20.— pro Druckbogen. Die Zahlung der Honorare erfolgt 4 Wochen nach Erscheinen. Für Dissertationen, Abhandlungen, denen mehr als 2 Tafeln oder entsprechend viele Textbilder beizugeben sind und für Publikationen, von denen mehr als 120 Separatabdrücke an den Autor geliefert werden, wird kein Honorar gewährt. Bei Dissertationen hat der Autor die Kosten für Herstellung der Illustrationen auf Tafeln und im Text zu tragen.

Dem Autor werden 20 Sonderabdrücke gratis zur Verfügung gestellt. Weiteren Bedarf, sofern solcher bei der ersten Korrektur bestellt wird, liefert die Verlagshandlung zum Selbstkostenpreis mit 10 Prozent Aufschlag für Besorgungsspesen. Preisofferte steht, sobald Schriftsatz und Lithographie der Tafeln fertig sind, auf Wunsch vor der Bestellung zu Diensten.

Manuskripte und Korrekturensendungen sind an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. M. Fünfstück in Stuttgart, Kernerstr. 29, geschäftliche Mitteilungen etc. an die unterzeichnete Verlagshandlung zu richten.

A. Zimmer's Verlag (Ernst Mohrmann),
Stuttgart.

Über die Abhängigkeit der Streckungsverhältnisse der Tracheïden von der Jahresringbreite bei der Fichte.

von

Friedrich Stroebe.

In mehreren Abhandlungen hat Wieler[1] den Nachweis geführt, dass die Streckungsverhältnisse der Elementarorgane des sekundären Holzes in radialer und zum Teil auch tangentialer Richtung — in vertikaler Richtung wurde von ihm nicht geprüft — in Abhängigkeit stehen von den äusseren Verhältnissen. Diese machen sich im Ernährungszustand des Kambiums geltend, z. B. durch die Regelung der Wasserzufuhr und des Zustromes an plastischem Materiale, der ja zum Teil in Abhängigkeit stehen muss von der durch äussere Verhältnisse bedingten Assimilation der Blätter. Je günstiger sich die Ernährungsverhältnisse des Kambiums gestalten, um so bedeutender, je schlechter sie sich gestalten, um so geringer pflegen die Elementarorgane des sekundären Holzes gestreckt zu werden.

Wieler führte seine grundlegenden Versuche[2] aus mit Ricinus communis und Helianthus annuus; ihre Ergebnisse verallgemeinerte er und übertrug sie mit ausreichender Begründung auf die Holzgewächse. Später[3] dehnte Wieler seine Untersuchungen auf Pinus silvestris, Pinus Pinea, Betula alba, Acer platanoides,

---

[1] Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstums. Pringsh. Jahrb. XVIII, 1887. — Über die Beziehung zwischen Wurzel- und Stammholz. Tharander forstl. Jahrb. 1891, Band 41. — Über die Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. l. c. 1892, Band 42.

[2] l. c. Pringsh. Jahrb. 1887.

[3] l. c. Tharander forstl. Jahrb. Band 41 u. 42.

Fraxinus excelsior, Vitis vinifera, Ampelopsis quinquefolia, Ribes rubrum, Salix alba, Populus canadensis, Robinia pseud' Acacia, und Quercus sessiliflora aus. Sie bestätigen lediglich die Ergebnisse mit Ricinus und Helianthus und rechtfertigen die frühere Verallgemeinerung der Resultate.

Von Wieler wurde besonders der Einfluss des Wassers im Wurzelmedium auf die Ausbildung des Holzes geprüft. Auch konnte er wesentlich nur junge Pflanzen zu seinen Experimenten verwenden, wenn unter denselben auch Stecklinge gewesen sind.

Wieler folgerte aus seinen Untersuchungen weiter, dass der Unterschied zwischen Frühlings- und Herbstholz, soweit die Streckungsverhältnisse in Betracht kommen, ebenso erklärt werden müsste, wie etwa die ungleichen Streckungsverhältnisse der Elementarorgane verschiedener Individuen derselben Art, die unter verschiedenen Vegetationsbedingungen leben. Es muss also im Laufe der Vegetationsperiode ein Wechsel der auf das Kambium einwirkenden Verhältnisse eintreten, damit aus dem stärker gestreckten Frühlingsholz das weniger gestreckte Herbstholz entsteht. Dieser Wechsel soll nach Wieler in einer Verschlechterung der Ernährungsverhältnisse des Kambiums bestehen, wodurch das Wachstum der Zellen benachteiligt wird.

Je nach der Beschaffenheit des Bodens, der Höhenlage und vor allen Dingen des Betriebes im Walde variiert bei derselben Art die Beschaffenheit des Holzes. Für diese Veränderung der Holzqualität, d. h. des Gewichtes des Holzes, fehlte es bisher an einer ausreichenden anatomischen Erklärung. Man wusste nicht mit genügender Sicherheit, worauf eigentlich die verschiedene Qualität zurückzuführen sei. Die theoretischen Erörterungen Wielers gewährten die Möglichkeit, von einheitlichem Gesichtspunkte aus die verschiedene Qualität wenigstens zum Teil zu erklären. Es galt deshalb, sich zu vergewissern, dass das für die jungen Pflanzen Ermittelte, nämlich die Veränderlichkeit in den Streckungsverhältnissen in Abhängigkeit von äusseren Faktoren, auch für die grossen und alten Bäume zutrifft. Dieser Nachweis war um so notwendiger, als von anderer Seite behauptet worden ist, dass das Auftreten von Frühlings- und Herbstholz vererbte Verhältnisse seien, ferner das Auftreten des einen an Stelle des anderen nicht möglich sei. Diese Ansicht — es ist nämlich lediglich nur eine Ansicht, zu deren

Gunsten sich wohl eine Reihe von Tatsachen deuten lässt, für die es aber durchaus an einem zwingenden Beweise fehlt — schliesst streng genommen ein Schwanken in den Streckungsverhältnissen aus.

Es musste also zunächst der Nachweis geführt werden, dass auch bei unseren Waldbäumen keine Konstanz der Verhältnisse vorhanden ist, sondern dass hier ebenso alles im Fluss ist, wie bei den bisher untersuchten Holzgewächsen, dass die etwaige Konstanz eben hier, wie anderswo, nur durch eine Konstanz der Vegetationsverhältnisse hervorgerufen wird. Erst dann konnte man mit Recht die Erklärung der Jahresringbildung auf diese Pflanzen ausdehnen und den Versuch machen, die wechselnde Holzqualität aus denselben Gesichtspunkten zu erklären.

Wieler hat eine grössere Zahl von Messungen an Exemplaren von Pinus silvestris von verschiedenen Standorten ausgeführt. Seine Untersuchungen bestätigen, dass hier gleichfalls keine Konstanz der Streckungsverhältnisse herrscht. Es sind das die bisher einzigen über diesen Punkt angestellten Messungen. Sie sind nicht sehr zahlreich, was in Anbetracht der sehr zeitraubenden und mühsamen Arbeit nicht überraschen kann. Es wird deshalb auch von Wieler der berechtigte Wunsch ausgesprochen, es möchten derartige Untersuchungen erweitert werden, sei es, dass sie mit derselben Spezies in grösserem Umfange angestellt oder auf andere Spezies ausgedehnt würden.

Die nachstehende Untersuchung beabsichtigt, dieser Mahnung zu entsprechen. Verfasser hat in derselben Weise wie Wieler die Kiefer, Pinus silvestris, die Fichte, Picea vulgaris, untersucht, allerdings im grösseren Umfange.

Es sollte ermittelt werden, ob bei der Fichte eine Konstanz der Streckungsverhältnisse der Tracheïden vorhanden ist, oder ob sie hier gleichfalls schwankend sind. Es galt ferner eine Beziehung der Streckungsverhältnisse zu anderen Faktoren aufzudecken, resp. angenommene Beziehungen auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Da die radiale Streckung der Elementarorgane eine Funktion des Wachstums ist, so war zu prüfen, ob eine Beziehung zwischen der Grösse der Tracheïde einerseits und der Breite des Jahresringes resp. seines Flächeninhaltes andrerseits besteht.

Bekanntlich wechselt die Qualität des Nadelholzes auch mit der Höhenlage. Es wurde deshalb Material aus verschiedenen Höhenlagen genommen, um den Einfluss, welchen sie auf die Streckungsverhältnisse ausüben, näher kennen zu lernen.

Material.

Das zu meinen Untersuchungen benützte Material entstammte folgenden Bäumen:

1. Fichten 1, 2, 3, 4, 5, welche in einer Höhe von 350 m, ferner Fichte 6, welche in einer Höhe von 300 m über dem Meere in den Freiherrlich von Röderschen Waldungen im Diersburgertal (Schwarzwald) gewachsen waren.

Die Exemplare 1, 2 und 3 gehörten der jüngeren, 4 und 5 der mittleren, 6 dagegen der stärkeren Stammsorte an.

Die Betriebsart war bei allen diesen Exemplaren Hochwald, Lichtschlag, und die Stämme standen sämtlich frei. Die Bodenart war Granit und Gneis. Die Höhe der Bäume, ihr Alter und der Durchmesser ihrer Stämme ist aus folgender Tabelle ersichtlich.

Nummer	Alter	Höhe	Durchmesser
1	28	8,4 m	94 mm
2	37	10,9 „	98 „
3	37	8,5 „	81 „
4	37	12,0 „	198 „
5	37	14,0 „	145 „
6	39	18,0 „	261 „

2. Fichte 7. Dieselbe wurde in einer Höhe von 530 m den Fürstlich von der Leyenschen Waldungen im Litschental bei Schuttertal (Schwarzwald) entnommen; sie war 51 Jahre alt und gehörte der stärkeren Stammsorte an. Die Betriebsart war Hochwald, Dunkelschlag. Die Äste der Bäume berührten sich nicht mehr. Die Gebirgsart, auf der diese Fichte wurzelte, war bunter Sandstein. Die Höhe ihres Stammes betrug 21 m und ihr Durchmesser 275 mm.

Sämtliche Fichten (1—7 inkl.) waren in den letzten Tagen des November 1889 geschlagen worden.

Da alle diese Fichten ohne Ausnahme dem Lahrer Forst-

bezirk entstammen, fasse ich sie der Kürze wegen zusammen als „Lahrer Fichten“.

3. Fichten aus Todtnau (Schwarzwald, Feldberg). Der Platz, an dem am 4. Juli 1888 die Stämme gefällt wurden, liegt 1250 m über dem Meere; daselbst ist die Vegetationszeit eine sehr kurze.

Über das Alter der Bestände, denen die betreffenden Stämme entnommen sind, konnte nichts in Erfahrung gebracht werden, da die Bestände im Hochgebirge im Alter sehr ungleich sind. Die geschlagenen Stämme wuchsen im Einzelstande auf grösseren Blöcken. Die Bodenart war Granit und Gneis.

Nummer	Alter	Höhe	Durchmesser
8	59	6 m	113 mm
9	56	8,1 „	120 „

4. 5 Fichten aus Kirchzarten am Feldberg (Schwarzwald) — No. 10, 11, 12, 13, 14 —, welche am 30. Juni 1888 geschlagen wurden. Diese Bäume standen in Domänenwaldungen, die an den obersten Grenzabhängen, an den Nordabhängen des Feldberges auf 1200 – 1300 m Meereshöhe gelegen waren. Der Schnee war daselbst erst vor kurzem abgegangen, sodass einzelne Stämme acht Tage vorher noch keine neue Entwickelung gezeigt hatten. Die Bodenart war ebenfalls Granit und Gneis.

Nummer	Alter	Höhe	Durchmesser
10	63	fehlt	204 mm
11	64	„	139 „
12	111	„	259 „
13	65	„	195 „
14	53	„	117 „

5. Fichten aus den Waldungen von Tharand. Sie wurden Mitte April 1889 geschlagen. Sie hatten zeitweise unter Druck gestanden. Die Bodenart war Quadersandstein.

Nummer	Alter	Höhe	Durchmesser
15	31	fehlt	41 mm
16	51	„	46 „

Methode.

Die von mir aufgeworfenen Fragen sollten in folgender Weise ihre Lösung finden. Es sollte nach dem Vorgange von Wieler die Grösse des radialen Durchmessers der Tracheïden auf dem Querschnitt ermittelt werden, weil dies Verfahren gestattete, eine grosse Zahl von Tracheïden zu messen, und weil überhaupt die Vorstellung, welche man von den gesamten Verhältnissen durch die direkte Beobachtung erhalten konnte, eine klarere und präzisere ist, als wenn man etwa die Messungen an succesiven radialen Längsschnitten ausführte. Auch gestatten die Querschnitte zugleich eine Ermittlung der Ringbreite.

Um über die Verhältnisse in verschiedenen Ringen eines und desselben Individuums Aufschluss zu erhalten, ist es gleichgültig, aus welcher Höhe des Stammes die Querschnitte genommen sind. Anders liegt die Sache aber, wenn verschiedene Individuen von demselben Standorte und solche von verschiedenen Standorten miteinander verglichen werden sollen.

Aus dem Grunde mussten die Querschnitte von allen Exemplaren aus derselben, oder wenigstens aus annähernd derselben Höhe gewählt werden. Deshalb kamen von den aufgeführten Fichten Querscheiben zur Verwendung, welche direkt über dem Boden abgeschnitten worden waren.

Aus diesen Querscheiben wurden Mikrotomquerschnitte[1] hergestellt, welche die Länge des Durchmessers in radialer Richtung, eine Breite von 3—4 cm besassen und durch den zentralen Teil der Scheiben gelegt waren.

Die Schnitte waren senkrecht zum Längsdurchmesser des Stammes geführt worden und waren so dünn, dass sie mit starken Vergrösserungen betrachtet werden konnten. Mit Objektiv 7 von Leitz erhält man noch vollkommen deutliche Bilder, mit noch stärkeren Objektiven wurden sie von mir überhaupt nicht geprüft. Die Schnitte wurden auf grosse Objektträger gebracht, ohne Deckglas bei schwacher, mit Deckglas bei starker Vergrösserung betrachtet. Sie wurden folgendermassen vorbereitet. Zunächst wurden sie in heisses Wasser gebracht, teils damit sich die Membranen mit Wasser

---

[1] Die Schnitte wurden von dem inzwischen verstorbenen Modelltischler an der landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin, Herrn A. Michel, hergestellt.

imbibieren möchten, teils um die Luft zu entfernen. Alsdann wurden sie in Glyzerin übertragen. In einzelnen Fällen musste, um die Luft vollständig zu entfernen, noch eine Behandlung mit Alkohol eingeschaltet werden. Natürlich kamen sie aus dem Alkohol zunächst wieder in Wasser, dann in Glyzerin. Vereinzelt war dem Glyzerin Fuchsin zugesetzt worden, um durch die Färbung der Membran die Beobachtung zu erleichtern.

Die Grösse des radialen Durchmessers der Tracheïden wurde in der Weise ermittelt, dass festgestellt wurde, wieviel radial hinter einander liegende Tracheïden bei einer bestimmten Vergrösserung auf die ganze Länge des in das Okular gelegten Mikrometers entfallen. Hieraus lässt sich der wahre radiale Durchmesser der Tracheïden berechnen. Diese Ermittelungen wurden mit Objektiv 5 und Okular 3 von Leitz ausgeführt. Von dem 50teiligen Okularmikrometer entsprachen bei dieser Vergrösserung genau 35,5 Teile 0,2 mm. Wurde das ganze Okularmikrometer als Massstab benutzt, so betrug also die Länge der ausgezählten Tracheïdenreihen 0,282 mm. Diese Grösse entspricht nur einem Bruchteile der Ringbreite, selbst bei Ringen mittlerer Breite, wie sie in meinen Schnitten vorlagen, über deren Werte die weiter unten — Seite 20 bis 23 — folgende tabellarische Zusammenstellung meiner Ergebnisse Aufschluss gibt. In den meisten Fällen ist die Zone des Frühlingsholzes so breit, dass mit vollem Recht der ganze Massstab zum Messen benutzt werden konnte. Anderenfalls wurde nur mit einem Bruchteil desselben gemessen; so kamen in einzelnen Fällen zur Anwendung: $^3/_5$, $^2/_5$, $^1/_5$, $^1/_2$, $^1/_4$ des Okularmikrometers. In solchen Fällen, wo der Jahresring so schmal wurde, dass er nur wenige Tracheïden breit war, musste ich mich sogar mit der Messung der einzelnen Zellen begnügen.

Bekanntlich geht das Frühlingsholz allmählich in das Herbstholz über. Beide Arten des Holzes setzen sich also nicht schroff gegen einander ab. Es ist aus dem Grunde schwierig, eine richtige Vorstellung von der durchschnittlichen Grösse der Herbstholztracheïden zu gewinnen.

Da es aber weniger darauf ankam, absolute als vielmehr relative Werte zu erhalten, konnte zur Ermittlung der Grösse des Herbstholztracheïdendurchmessers dasselbe Verfahren, wie für das Frühlingsholz eingeschlagen werden. Wenn es die Breite der

Herbstholzzone gestattete, wurde stets mit $^3/_5$ des ganzen Okularmikrometers gemessen, sonst mit noch kleineren Teilen desselben, meistens mit $^1/_2$, doch kamen noch geringere Werte zur Anwendung, wie z. B. $^2/_5$, $^1/_5$, $^1/_{10}$. In diesen Fällen ergibt sich natürlich der Wert der Herbstholztracheïden verhältnismässig etwas zu klein. Aus diesen Ermittelungen wurde ebenso wie bei dem Frühlingsholz, wenn nur Bruchteile des Okularmikrometers zum Messen dienten, festgestellt, wieviel Tracheïden auf das ganze Okularmikrometer entfallen würden, um so Zahlen zu erhalten, welche ohne weiteres miteinander vergleichbar sind.

Es wurde bei den Exemplaren 1—14 die Ermittlung mit dem 2. Jahresringe begonnen und dann jeder 5. Ring gemessen. Auf diese Weise gelangten der 2., 7., 12., 17. etc. Ring zur Messung und Auszählung. Etwas anders wurde verfahren bei den beiden Exemplaren aus Tharand, da diese mit Rücksicht auf andere Gesichtspunkte untersucht wurden. Es wurden nur die Ringe ausgemessen und ausgezählt, welche für die besonderen Zwecke die geeigneten waren.

Ursprünglich lag es in meiner Absicht, mit dem ersten Jahresringe meine Untersuchung zu beginnen. Da jedoch dieser Jahresring fast immer beschädigt war, so konnte er nicht in dem Umfange zur Vergleichung herangezogen werden, wie es erwünscht und nötig gewesen wäre, um die Genauigkeit der Bestimmung nicht in Frage zu stellen, und ich musste deshalb davon Abstand nehmen.

Für alle Fälle wurde zur Kontrolle ermittelt, ob merkliche Differenzen zwischen der Grösse der Frühjahrsholztracheïden im 1. und 2. Ring vorhanden wären. Zu dem Zwecke wurden bei Nr. 3 und Nr. 7 je 15 Reihen nach obiger Methode ausgezählt. Da sich hierbei jedoch herausstellte, dass die Tracheïden gleich gross waren — bei Nr. 3 0,018 mm, bei Nr. 7 0,019 mm — so konnte mit vollem Recht jedes Bedenken gegen diese aus praktischen Gründen gemachte Modifikation fallen gelassen werden.

Bei der Auszählung der Frühlingsholztracheïden wurde das Okularmikrometer mit dem einen Endstrich auf die Grenzlinie zwischen den zu prüfenden und den vorausgehenden Jahresring gelegt und die Zahl der Tracheïden ermittelt, welche auf die Länge dieses Massstabes entfallen. Bruchteile von Tracheïden wurden geschätzt. Für das Herbstholz wurde dies Verfahren sinngemäss

abgeändert. Es wurde hier von der Grenzlinie ab nach innen gezählt.

Auf den Schnitten wurden sämtliche Messungen nur auf einer Seite vorgenommen; war der Schnitt exzentrisch, auf der längeren Seite mit wenigen Ausnahmen z. B. Nr. 6., Nr. 14. In jedem Ringe wurden an vier verschiedenen Stellen je 15 benachbarte Reihen Tracheïden ausgezählt, welche zusammen etwa die Breite des Okularmikrometers ausmachen. In jedem Ringe wurden demnach 60 Tracheïdenreihen gezählt. Der Wert der Tracheïde ist folglich das Mittel aus einer grossen Anzahl von Tracheïden, entfielen auf die Länge des Ocularmikrometers 10 Tracheïden, also aus 600, war die Tracheïde kleiner, aus noch mehr, anderenfalls aus weniger. In derselben Weise wurde der Wert für die Herbstholztracheide ermittelt; hierbei wurde dafür Sorge getragen, dass die gemessenen Tracheïden den gemessenen Frühlingsholztracheïden desselben Ringes in der Lage entsprachen.

Die vergleichbarsten Resultate würde man selbstverständlich erzielt haben, wenn man durch alle untersuchten Ringe hindurch die Deszendenten bestimmter Kambiumzellen verfolgt haben würde und aus diesen gemessenen Reihen in jedem Ringe das Mittel für die Tracheïdengrösse gezogen hätte. Das war natürlich nicht ausführbar. Man musste deshalb die höhere Genauigkeit durch die grössere Zahl Tracheïden ersetzen, und dadurch dürfte in der Tat der begangene Fehler eliminiert sein.

Benachbarte Tracheïdenreihen besitzen nicht die nämliche Anzahl von Tracheïden, aber die Differenz ist nicht bedeutender, als zwischen Reihen aus verschiedenen Teilen eines Ringes. Berechnet man in den verschiedenen Abschnitten der Ringe aus den ausgezählten Reihen die mittlere Anzahl Tracheïden, so schwankt die Zahl nur um Geringes. Zum Belege hierfür lasse ich einige Zählungen folgen aus

dem 7. Ring des Exemplares Nr. 3
„ 17. „ „ „ „ 6
„ 37. „ „ „ „ 6
„ 47. „ „ „ „ 7.

Die vier Kolumnen der Tabellen entsprechen den vier Stellen, an welchen je 15 Tracheïdenreihen ausgezählt wurden. Jede Zahl ist demnach die Summe aller Tracheïden einer Reihe. Aus der Summe von je 15 Reihen ist dann zum Schluss das Mittel gezogen worden.

7. Jahresring vom Exemplar Nr. 3			
9,3	9,0	10,3	9,3
9,4	9,4	8,9	8,5
9,0	9,8	9,2	10,6
8,9	9,7	9,6	9,5
11,0	10,4	9,9	9,9
11,0	8,9	9,4	10,1
10,5	10,4	10,7	8,9
9,9	9,3	10,5	9,5
9,8	9,6	10,6	10,1
9,3	8,4	10,0	10,9
10,0	10,2	8,7	10,0
9,0	9,9	9,0	9,8
9,4	10,4	9,5	10,7
9,5	10,9	9,6	9,8
9,0	9,0	10,8	10,6
9,6	9,68	9,78	9,88

17. Jahresring vom Exemplar Nr. 6			
8,1	7,6	7,6	6,9
7,6	7,9	6,9	7,4
6,1	7,1	6,9	7,2
6,0	7,6	7,8	6,0
7,2	6,8	7,1	7,3
7,6	7,3	6,9	6,5
6,8	8,4	5,6	7,3
6,0	6,9	5,8	6,8
8,0	8,6	7,0	6,2
8,6	6,9	5,3	8,1
5,5	8,3	8,0	7,0
7,5	6,4	7,3	7,8
6,0	7,2	7,0	7,5
7,8	8,1	5,6	7,3
7,7	7,5	8,2	6,2
7,06	7,50	6,86	7,03

37. Jahresring vom Exemplar Nr. 6

5,5	7,7	7,4	6,3
5,8	7,4	6,6	7,6
5,9	5,4	5,4	7,1
5,9	6,4	6,8	6,5
6,1	6,6	7,2	6,5
6,2	7,5	6,5	5,6
6,4	6,6	5,9	6,9
6,8	7,2	5,4	6,1
6,3	6,8	6,4	6,2
5,7	5,8	6,4	5,7
5,9	6,5	6,5	6,1
5,0	5,9	5,4	6,9
6,8	6,4	5,5	7,0
7,6	5,2	6,3	6,1
6,5	6,6	6,6	5,6
6,16	6,53	6,26	6,41

47. Jahresring vom Exemplar Nr. 7

6,8	7,0	6,3	6,1
7,2	7,0	7,0	6,2
6,7	7,4	7,0	6,0
6,9	7,0	7,1	7,3
6,9	6,2	6,1	7,7
6,6	6,3	6,2	6,6
7,3	6,9	7,0	6,6
6,8	6,3	6,6	5,4
6,9	7,1	6,9	8,4
7,7	5,9	6,9	7,3
7,6	7,0	7,3	5,9
5,9	7,0	6,9	6,8
8,1	6,9	5,8	6,6
7,1	6,8	8,3	6,3
7,0	8,2	7,1	6,7
7,0	6,86	6,83	6,66

Diese Zahlen veranschaulichen, dass zwar die Anzahl der Tracheïden in einer Reihe nicht gleich gross ist, dass aber das Mittel aus 15 Bestimmungen im allgemeinen die gleiche Grösse liefert. Da aus den so erhaltenen 4 Mitteln in einem Ringe das Mittel genommen wird, um die durchschnittliche Grösse des radialen Durchmessers der Tracheïden zu ermitteln, ist es nicht ohne Interesse, zu wissen, um wieviel dies Mittel von dem Maximum abweicht. Es ist das nur eine geringe Grösse, um welche man demnach eventuell berechtigt sein wird, den Wert des Tracheïdendurchmessers zu vergrössern.

Im folgenden teile ich einige Angaben mit. Von den 4 Mitteln in einem Ringe soll das Maximum mit dem Mittel aus diesen 4 Mitteln verglichen werden, ausgedrückt in der Grösse des Tracheïdendurchmessers.

Frühlingsholz:

Baum Nr.	Ring Nr.	Maximum	Mittel
3	7	0,029 mm	0,029 mm
3	17	0,032 "	0,032 "
6	17	0,041 "	0,040 "
6	37	0,046 "	0,044 "
7	12	0,036 "	0,035 "
7	17	0,037 "	0,036 "
7	22	0,037 "	0,036 "
7	27	0,036 "	0,034 "

Herbstholz:

Baum Nr.	Ring Nr.	Maximum	Mittel
3	12	0,018 mm	0,017 mm
6	37	0,019 "	0.017 "
7	12	0,020 "	0,019 "
7	17	0,019 "	0,018 "
7	22	0,021 "	0,021 "

In mehreren Fällen ist Übereinstimmung zwischen dem Maximum und dem Mittel, in anderen Fällen weichen sie von einander ab um 0,001, höchstens um 0,002 mm. Jedenfalls zeigen diese

geringen Differenzen, dass nach meiner Methode sehr gut die durchschnittliche Grösse des Tracheïdendurchmessers ermittelt wird.

Benachbarte Tracheïdenreihen stehen nicht stets auf gleicher Höhe, es braucht deshalb eine Tracheidenreihe nicht immer an derselben Stelle und zwar an der breitesten Stelle der Tracheïde durchschnitten zu sein. Die hieraus möglicherweise hervorgerufenen Fehler werden aber durch die grosse Zahl der gezählten Tracheïdenreihen wieder ausgeglichen. Die Differenzen, welche in der Tabelle die einzelnen Reihen aufweisen, können also hierin ihren Grund haben, brauchen es aber nicht und haben ihn auch gewiss in vielen Fällen nicht hierin. Diese Differenzen in der Grösse der Tracheïden einer und derselben Reihe sind nämlich recht bedeutend und können grösser werden, als die Differenz in der Tracheïdenzahl. Zum Beleg für diese Behauptung möge das folgende Beispiel dienen:

Auf Seite 275 seines Lehrbuches bildet R. Hartig[1] einen Schnitt durch Fichtenholz ab, der klar erkennen lässt, wie bedeutend die Tracheïdengrösse in derselben Reihe schwankt. Zur Erläuterung habe ich einige dieser Reihen ausgezählt und lasse die Grösse der Frühlingsholztracheïden' vom Beginn des Jahresringes an folgen:

3,0 mm	4,5 mm	3,5 mm	4,0 mm
4,0 „	4,0 „	4,0 „	4,5 „
4,5 „	4,0 „	4,5 „	5,0 „
3,0 „	3,5 „	5,0 „	5,0 „
3,5 „	4,5 „	4,5 „	4,0 „
5,0 „	4,0 „	3,5 „	4,5 „
5,5 „	4,5 „	4,6 „	4,0 „
4,75 „	4,5 „	4,0 „	3,5 „
4,5 „	3,0 „	4,0 „	3,5 „
4,5 „	4,0 „	3,5 „	4,5 „
4,5 „	4,0 „	4,5 „	3,5 „
3,5 „	4,5 „	3,0 „	3,0 „
4,75 „	4,5 „	3,5 „	3,5 „
Mittel: **4,23** mm	Mittel: **4,12** mm	Mittel: **4,01** mm	Mittel: **4,04** mm

[1] Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1891.

Die verschiedenen Reihen weichen in der durchschnittlichen Grösse der Tracheïde nicht wesentlich von einander ab, während der Grössenunterschied der einzelnen Tracheïden in derselben Reihe recht bedeutend ist. Der Unterschied zwischen der grössten und der kleinsten Tracheïde in den Reihen beträgt:

45 % 33 % 40 % 40 %.

Er fällt vielmehr ins Gewicht, als etwa Differenzen in der Zahl benachbarter Tracheïdenreihen, wie ein Vergleich der auf Seite 12 und 13 stehenden Tabellen zeigt. Berechnet man hier in derselben Weise in den einzelnen Kolumnen den Unterschied zwischen kleinsten und grössten Tracheïden, so ergeben sich folgende Verhältnisse:

Exemplar Nr. 3	Ring 7	21,82 %	22,94 %	19,44 %	19,81 %
„ „ 6	„ 17	36,00 „	25,50 „	35,30 „	25,90 „
„ „ 6	„ 37	34,20 „	32,40 „	27,02 „	26,30 „
„ „ 7	„ 47	27,10 „	28,00 „	30,10 „	35,70 „ .

Dass in der Tat die Differenz der einzelnen Tracheiden einer Reihe mehr in das Gewicht fällt, als die Differenz der durchschnittlichen Tracheïdengrösse der berechneten Reihen, ergibt sich auch aus dem dem Hartigschen Lehrbuch entnommenen Beispiel. Wurde auf der erwähnten Zeichnung die Tracheïdenzahl aus 6 Reihen bestimmter gleicher Länge ermittelt, so erhielt man folgende Werte:

13 12,5 12,7 12,5 13 13,5 Tracheïden.

Die Differenz zwischen der grössten und kleinsten Zahl beträgt 8 %, also bedeutend weniger, als die durchschnittliche Differenz in der Grösse der Tracheiden einer und derselben Reihe.

Die Tabelle, welche die Grösse der einzelnen Tracheïden aus der Hartigschen Zeichnung enthält, lässt erkennen, dass die Grösse der Tracheïden ganz unregelmässig schwankt, dass keineswegs der Jahresring mit den allergrössten Tracheïden beginnt, um allmählich abzunehmen, sondern, dass zuweilen gerade die ersten Tracheïden nicht besonders gross sind. Wer übrigens Gelegenheit hat, häufiger

Koniferenholz zu betrachten, wird wohl selbst mehrfach diese Beobachtung gemacht haben.

Der Vergleich der Grösse der Tracheïden in einer und derselben Reihe und benachbarten Tracheïdenreihen dürfte übrigens deutlich zeigen, dass die von mir eingeschlagene Methode durchaus brauchbar und zulässig ist. Dafür sprechen auch, wie aus den folgenden Kapiteln ersichtlich ist, die erhaltenen Resultate, da sonst eine Gesetzmässigkeit irgend welcher Art gar nicht vorhanden sein könnte.

Übrigens ergibt sich bereits aus den Zahlen, welche Wieler[1] für die Kiefer ermittelte, dass die Methode auf alle Fälle verwendbar ist.

Hier möchte ich noch eines Einwandes gedenken, welcher gegen diese zuerst von Wieler benutzte Methode erhoben worden ist und der naturgemäss auch die von mir befolgte trifft, da sie ja mit jener identisch ist. In einem Referat über die eben angeführte Wieler'sche Arbeit: „Über die Beziehungen zwischen Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume" bemerkt Jost in der „Botanischen Zeitung"[2]: „Die Methode der Messung ist übrigens in keiner Weise einwandsfrei — sie ergibt für die Frühlingsholztracheïden der kleinen Jahresringe verhältnismässig zu kleine Werte." Bei dieser Bemerkung scheint Jost übersehen zu haben, dass Wieler ausdrücklich angibt, dass er bei schmalen Ringen das halbe Mikrometer benutzt habe; die Vermutung also, dass etwa als Frühlingsholz Elemente ermittelt worden sind, welche keine Frühlingsholztracheïden sind, ist demnach durchaus unbegründet. Um so unbegründeter ist ein derartiger Einwand, als es sich bei den Wieler'schen Exemplaren überhaupt nicht um sonderlich schmale Ringe gehandelt hat.

Da ich beabsichtigte zu prüfen, ob eine Beziehung zwischen Tracheïdengrösse und Ringbreite resp. Flächeninhalt des Jahresringes existiert, so war eine Ermittelung der Ringbreiten notwendig.

---

[1] Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Tharander forstl. Jahrbuch Bd. 42, S. 90 u. folg.

[2] 1892, S. 515.

Ich ermittelte die Ringbreite mit Hilfe des Zeichenapparates. Bei bekannter Vergrösserung wurden die Grenzen der Jahresringe aufgezeichnet. Die Vergrösserung schwankte je nach der Breite der Ringe. Es kamen folgende Vergrösserungen zur Anwendung: 13,5; 28; 29; 43; 150 (Tharander Exemplare). Von jedem Ringe wurden zwei Stücke gezeichnet. Die Zeichnung beider zusammen umfasste etwa $^2/_3$ des vorhandenen Stückes des Ringes. In jeder Zeichnung wurde mit dem Massstab an 4 Stellen die Ringbreite gemessen, es wurde also aus 8 Messungen das Mittel genommen. Die so ermittelte Ringbreite wurde durch die angewandte Vergrösserung dividiert, um den wahren Wert zu erhalten. Die zur Berechnung des Flächeninhaltes nötigen Radien wurden mit Hilfe eines in halbe Millimeter geteilten Massstabes unter Benutzung der Lupe direkt an dem Schnitt bestimmt. Der Flächeninhalt der Ringe ist die Differenz zweier Kreisflächen, also

$$J = \pi (R^2 - r^2),$$

wobei R der Radius der grösseren, r der Radius der kleineren Kreisfläche ist. $R - r$ ist die in oben beschriebener Weise ermittelte Ringbreite.

Auf diese Weise wird natürlich nicht der Flächeninhalt, der wirklich vorhandenen Ringe bestimmt, sondern der Flächeninhalt eines Ringes, welcher allseitig so breit ist, wie die gemessene Ringbreite. Wenn die Bäume allseitig annähernd gleich gewachsen sind, weicht die Zahl von dem wahren Wert wenig ab, bedeutend wird die Differenz nur bei stark exzentrisch gewachsenen Exemplaren. Da es mir aber nur darauf ankam, in dem Flächeninhalte einen Massstab zu haben, um die verschiedenen Grössen mit einander zu vergleichen, so fällt dieser Fehler nicht erheblich ins Gewicht, um so weniger, als die von mir benützten Baumexemplare im allgemeinen nicht stark exzentrisch gewachsen waren. Die Ringbreite allein ist ja kein passender Massstab für die Ausgiebigkeit der Holzbildung, denn Ringe von derselben Breite haben in verschiedenem Alter sehr ungleichen Flächeninhalt. Während die Ringbreite also auf eine gleiche Holzproduktion hindeuten würde, zeigt hingegen die Berechnung des Flächeninhaltes, dass unter diesen Umständen in höherem Alter ausserordentlich viel mehr Holz gebildet wird, als in jüngerem, z. B. hat in Nr. 12 der 7. Ring eine Breite von 2,2,

der 27. Ring von 2 mm. Bei jenem ist der Flächeninhalt 171, bei diesem 766 □mm.

Ergebnisse der Messungen und Zählungen.

Nach der im vorhergehenden Abschnitte beschriebenen Methode habe ich für die oben angeführten Exemplare die Werte für den radialen Durchmesser der Frühlings- und Herbstholztracheïden ermittelt und der Übersichtlichkeit wegen zunächst in den nachstehenden Tabellen zusammengestellt. In den beiden Exemplaren Nr. 3 und Nr. 5 konnte der 37. Ring nicht gemessen werden, obgleich er hätte gemessen werden müssen, da er beschädigt war. In den anderen Exemplaren von Nr. 1 bis Nr. 14 wurde vom 2. Ringe an je der fünfte Ring gemessen.

Die Tabellen sind folgendermassen aufgestellt worden. In der ersten Kolumne stehen die Nummern der Bäume, die folgenden Kolumnen enthalten nach einander die Nummern der Ringe, Ringbreite, Flächeninhalt der Ringe, Anzahl der auf das ganze Okularmikrometer entfallenden Frühlingsholztracheïden, absolute Grösse des radialen Durchmessers der Frühlingsholztracheïden in mm, Anzahl der auf das ganze Okularmikrometer entfallenden Herbstholztracheïden, absolute Grösse des radialen Durchmessers der Herbstholztracheïden. In einzelnen Fällen wurde die Zahl der Tracheïden, wie oben erwähnt worden ist, für eine kleinere Strecke des Okularmikrometers ausgezählt und dann die auf das ganze Okularmikrometer fallende Zahl berechnet. Die Grösse des benützten Stückes ist in den Tabellen angegeben und zwar durch folgende Zeichen:

× = $^3/_5$ Okularmikrometer = 30 Teilstriche
×× = $^2/_5$ „ = 20 „
××× = $^1/_5$ „ = 10 „
∘ = $^1/_2$ „ = 25 „
∘∘ = $^1/_4$ „ = 12,5 „
∘∘∘ = $^1/_{10}$ „ = 5 „
∘∘∘∘ = $^4/_5$ „ = 40 „ .

Nummer der Bäume	Nummer der Jahresringe	Wirkliche Breite der Jahresringe in mm	Flächeninhalt der Jahresringe in □mm	Anzahl der Frühlingsholz-Tracheïden auf 1 Mikrometer	Absolute Grösse der Frühlingsholz-Tracheïden	Anzahl der Herbstholz-Tracheïden auf 1 Mikrometer	Absolute Grösse der Herbstholz-Tracheïden
1	2	2,0	34	10,10	0,028 mm	15,89	0,018 mm
	7	1,1	86	7,13	0,040 „	15,34	0,018 „
	12	0,7	78	7,50	0,037 „	16,05	0,017 „
	17	2,8	406	6,58	0,043 „	13,52	0,021 „
	22	1,6	334	6,95	0,040 „	13,18	0,021 „
	27	1,2	305	7,43	0,038 „	12,94	0,022 „
2	2	1,59	22	15,25	0,018 mm	18,54	0,015 mm
	7	1,34	108	10,29	0,027 „	17,56 oooo	0,016 „
	12	1,30	154	10,85	0,026 „	15,53	0,018 „
	17	0,90	161	9,32	0,030 „	15,71	0,018 „
	22	0,51	101	11,86 <	0,024 „	15,80	0,018 „
	27	2,10	408	9,73	0,029 „	15,30	0,018 „
	32	2,00	559	8,31	0,034 „	15,06	0,019 „
	37	1,70	610	7,75	0,036 „	15,04	0,019 „
3	2	1,02	8	15,72	0,018 mm	18,46	0,016 mm
	7	2,20	129	9,75	0,029 „	15,94	0,018 „
	12	1,10	121	9,40	0,030 „	16,17	0,017 „
	17	0,50	100	8,82 ×	0,032 „	16,20	0,017 „
	22	0,25	51	10,31 ××	0,027 „	17,76	0,016 „
	27	0,92	218	9,45	0,030 „	16,86	0,016 „
	32	1,00	214	9,15	0,031 „	15,72	0 018 „
4	2	1,60	29	12,30	0,023 mm	16,90	0,016 mm
	7	1,40	117	8,95	0,032 „	17,41	0,016 „
	12	0,90	91	9·79	0,029 „	13,59	0,021 „
	17	0,39	66	13,88	0,020 „	15,38	0,018 „
	22	1,20	180	8,57	0,033 „	13,63	0,020 „
	27	3,40	754	7,78	0,036 „	14,51	0,019 „
	32	6,40	2343	8,69	0,032 „	16,98	0,016 „
	37	6,20	3578	8.76	0,032 „	16,56	0,017 „
5	2	1,10	9	14,68	0,019 mm	17,91	0,016 mm
	7	2,50	111	10,61	0,027 „	16,27	0,016 „
	12	1,10	116	8,46	0,033 „	15.11	0,019 „
	17	1,40	200	9.44 ×	0,030 „	14,63	0,019 „
	22	2,90	575	8.01	0,035 „	14,19	0,020 „
	27	3,40	914	7,39	0,038 „	14,58	0,019 „
	32	4,10	1636	7,60	0,037 „	16,38	0,017 „
	37	lädiert					
6	2	2,10	32	13,13	0,021 mm	16,99	0,016 mm
	7	2,90	447	8,35	0,034 „	16,03	0,018 „
	12	3,10	768	7,79	0,036 „	15,40	0,018 „
	17	3,90	1275	7,12	0,040 „	18,39	0,016 „
	22	3,70	1630	7,74	0,036 „	17,14	0,016 „
	27	2,30	1226	7,82	0,036 „	16,72	0,017 „
	32	2,70	1613	7,55	0,037 „	15,20	0,018 „
	37	4,50	3144	6,35	0,044 „	15,86	0,018 „

Nummer der Bäume	Nummer der Jahresringe	Wirkliche Breite der Jahresringe in mm	Flächeninhalt der Jahresringe in □ mm	Anzahl der Frühlingsholz-Tracheïden auf 1 Mikrometer	Absolute Grösse der Frühlingsholz-Tracheïden	Anzahl der Herbstholz-Tracheïden auf 1 Mikrometer	Absolute Grösse der Herbstholz-Tracheïden
7	2	1,10	3	15,17	0,019 mm	10,36	0,027 mm
	7	3,00	188	9,45	0,030 „	17,44	0,016 „
	12	2,80	389	8,12	0,034 „	14,34	0,020 „
	17	2,20	267	7,87	0.036 „	15,44	0,018 „
	22	1,90	575	7,82	0,036 „	13,59	0,021 „
	27	2,00	829	8,17	0,034 „	13,12	0.021 „
	32	2,00	1028	7,30	0,039 „	13,77	0,020 „
	37	3,00	1714	7,84	0,036 „	13,40	0,021 „
	42	2,10	1358	7,06	0,040 „	15,96	0,018 „
	47	1,60	1163	6,85	0.041 „	15,75	0,018 „
8	2	1,205	8	16,11	0,017 mm	20,89	0,013 mm
	7	1,10	65	14,25×	0,019 „	21,88××	0,013 „
	12	1,30	166	9,86	0,028 „	17,52	0,016 „
	17	1,10	172	10.81	0,026 „	21,22××	0,013 „
	22	1,45	212	8,97	0,031 „	17,77	0,016 „
	27	1,50	389	8,96	0,031 „	17,62	0,016 „
	32	0,63	131	10,93	0,026 „	17,59	0,016 „
	37	0,41	88	10,92	0,026 „	16,37	0,017 „
	42	1,90	684	8,86	0,032 „	17,47	0,016 „
	47	0,803	237	9,29	0,030 „	16,23	0,017 „
	52	0,84	353	7,71	0,037 „	16,45	0,017 „
	57	0,607	169	9,03	0,031 „	16,91	0,017 „
9	2	0,55	2	17,82	0,016 mm	21.24	0,013 mm
	7	1,40	55	13,44	0,021 „	18,06	0,016 „
	12	0,93	73	11,42	0,025 „	19,82	0,014 „
	17	2,29	285	10,12	0,028 „	17,48	0,016 „
	22	2,60	392	11,69	0,024 „	17,66	0,016 „
	27	2,50	483	8,86	0,032 „	18,30	0,015 „
	32	1,20	279	8,40	0,033 „	16,72	0,017 „
	37	1,50	459	8,16	0,034 „	17,42	0,016 „
	42	1,90	633	8,74	0,032 „	17,38	0,016 „
	47	1,46	740	8,29	0,034 „	15,50.	0,018 „
10	2	1,20	14	13,39	0,023 mm	18,44	0,016 mm
	7	2,10	138	9,69	0,029 „	17,07	0,016 „
	12	2,00	283	8,62	0,033 „	15,88	0,018 „
	17	2,00	421	8,37	0,034 „	15,83	0,018 „
	22	1,50	398	8,44	0,033 „	15,18	0,018 „
	27	1,70	551	7,22	0,039 „	14.58	0.019 „
	32	2,40	947	7,74	0,036 „	16,93	0,017 „
	37	1,50	690	7,60	0.037 „	15,83	0,018 „
	42	2,00	1049	7,53	0,037 „	15,91	0,018 „
	47	1,60	901	8,14	0,034 „	14,83	0,019 „
	52	1,57	1111	8,04	0,035 „	15,71	0 018 „
	57	1,74	1276	7,89	0,036 „	16,58	0,017 „
	62	0,65	631	8,34	0,034 „	16,48	0.017 „

Nummer der Bäume	Nummer der Jahresringe	Wirkliche Breite der Jahresringe in mm	Flächeninhalt der Jahresringe in □mm	Anzahl der Frühlingsholz-Tracheïden auf 1 Mikrometer	Absolute Grösse der Frühlingsholz-Tracheïden	Anzahl der Herbstholz-Tracheïden auf 1 Mikrometer	Absolute Grösse der Herbstholz-Tracheïden
11	2	0,67	3	16,57	0,017 mm	19,83	0,014 mm
	7	0,16	3	18,47×××	0,015 „	22,19×××	0,013 „
	12	1,16	47	11,44	0,024 „	17,68	0,016 „
	17	1,10	86	11,14	0,025 „	17,61	0,016 „
	22	2,00	254	7,94	0,037 „	16,17	0,017 „
	27	1,60	323	7,68	0,037 „	17,71	0,016 „
	32	3,00	820	7,62	0,037 „	18,02	0,015 „
	37	1,40	508	9,32	0,030 „	17,48	0,016 „
	42	1,50	643	7,85	0,036 „	18,91	0,015 „
	47	1,00	499	8,56	0,033 „	18,04	0,016 „
	52	0,78	497	10,36	0,027 „	19,00	0,015 „
	57	1,90	1268	8,07	0,035 „	17,52	0,016 „
	62	1,11	778	9,19	0,031 „	15,32	6,018 „
12	2	1,01	7	15,73	0,018 mm	21,54	0,013 mm
	7	2,20	171	11,96	0,023 „	19,93	0,014 „
	12	2,10	309	9,25	0,030 „	18 96	0,015 „
	17	2,70	622	8,57	0,033 „	18,67	0,015 „
	22	2,50	781	7,21	0,039 „	16,49	0,017 „
	27	2,00	766	7,70	0,036 „	18,59	0,015 „
	32	2,00	879	7,78	0,036 „	17,22	0,016 „
	37	2,50	1346	7,58	0,037 „	17,77	0,016 „
	42	1,50	912	7,58	0,037 „	17,46	0,016 „
	47	1,00	647	7,41	0,038 „	16;32	0,017 „
	52	1,00	681	7,58	0,037 „	15,08	0,019 „
	57	0,60	426	7,98	0,035 „	17,87××	0,016 „
	62	0,85	997	7,77	0,036 „	16,71××	0,017 „
	67	0,55	657	8,32×	0,034 „	18,47×××	0,015 „
	72	0,50	608	7,72×	0,036 „	16,39×××	0,017 „
	77	0,83	1024	7,97	0,035 „	16,40××	0,017 „
	82	0,61	765	7,74	0,036 „	16,05××	0,017 „
	87	0,51	649	7,91×	0,035 „	17,02×××	0,016 „
	92	0,50	644	7,61×	0,037 „	16,50×××	0,017 „
	97	0,36	494	8,24×	0,034 „	13,67××	0,020 „
	102	0,30	380	8,02×	0,035 „	·13,11××	0,021 „
	107	0,18	238	9,02××	0,031 „	15,37×××	0,018 „
13	2	0,53	2	16,17	0.019 mm	27,10×××	0,010 mm
	7	1,24	35	12,42	0,023 „	19,18	0.015 „
	12	1,00	83	10,70	0,027 „	17,52	0,016 „
	17	0,91	219	7,93	0,037 „	17,04	0,016 „
	22	2,45	617	8,13	0,034 „	17,56	0,016 „
	27	5,00	1366	7.67	0.037 „	15,38	0,018 „
	32	3,00	1196	7,01	0,040 „	16,34	0,017 „
	37	3,10	1566	7,67	0,037 „	16.96	0,016 „
	42	1,60	956	7,54	0,037 „	16,42	0,017 „
	47	2,00	1306	6,99	0,040 „	16,40	0,017 „
	52	1,02	803	7,88	0,036 „	14,82	0,019 „
	57	0,66	535	7,52	0,037 „	15,90	0,018 „
	62	0,45	706	7,92×	0,037 „	16,60××	0,017 „

Nummer der Bäume	Nummer der Jahresringe	Wirkliche Breite der Jahresringe in mm	Flächeninhalt der Jahresringe in □mm	Anzahl der Frühlingsholz-Tracheïden auf 1 Mikrometer	Absolute Grösse der Frühlingsholz-Tracheïden	Anzahl der Herbstholz-Tracheïden auf 1 Mikrometer	Absolute Grösse der Herbstholz-Tracheïden
14	2	0,74	5	17,31	0,016 mm	21,56	0,013 mm
	7	1,20	52	12,99	0,022 „	17,54	0,016 „
	12	0,92	109	10,85	0,026 „	19,97	0,014 „
	17	1,10	131	10,66	0,026 „	17,49	0,016 „
	22	1,88	306	10,28	0,027 „	18,89	0,015 „
	27	1,70	391	10,41	0,027 „	15,43	0,018 „
	32	1,00	270	8,92	0,032 „	15,36	0,018 „
	37	0,60	180	8,94	0,032 „	19,03	0,015 „
	42	0,63	234	10,93 ∘	0,026 „	19,59 ∘∘	0,014 „
	47	0,47	170	10;68 ∘	0,027 „	17,91 ∘∘	0,016 „
	52	0,17	76	12,40××	0,023 „	18,71×××	0,015 „
15	5	1,03	19	12,60	0,022 mm	17,34	0,016 mm
	8	0,23	7	16,74××	0,017 „	24,51×××	0,011 „
	11	0,20	7	15,13 ∘∘∘	0,019 „	24,65 ∘∘∘	0,011 „
	13	0,31	12	13,70××	0,020 „	19,09××	0,015 „
	15	0,72	32	11,22	0,025 „	15,25	0,018 „
	25	2,21	190	9,20	0,031 „	15,44	0,018 „
16	2	1,19	7	14,66	0,019 mm	16,84	0,016 mm
	3	1,62	24	14.17	0,020 „	17,70	0,016 „
	4	2,14	56	10,70	0,027 „	17,85	0,016 „
	32	0,09	9	15,02×××	0,019 „	21,65 ∘∘∘	0,013 „
	33	0,08	8	11,95 ∘∘∘	0,023 „	21,61 ∘∘∘	0,013 „
	45	0,11	14	11,59×××	0,024 „	19,93 ∘∘∘	0,014 „

Besteht eine gesetzmässige Zunahme des radialen Durchmessers der Tracheïden im Frühlings- und Herbstholz bei einem und demselben Exemplar mit zunehmendem Alter?

Wenn es sich darum handelt, Aufklärung darüber zu erhalten, ob zwischen den Streckungsverhältnissen der Tracheïden in radialer Richtung und der Ringbreite, resp. dem Flächeninhalte des Ringes Beziehungen vorhanden sind, ist es vor allen Dingen notwendig, sicher zu ermitteln, ob nicht der Entwicklungsgang des Holzgewächses derartig ist, dass unter normalen Verhältnissen eine Zunahme des radialen Durchmessers mit zunehmendem Alter statthat. Diese Möglichkeit ins Auge zu fassen, ist man berechtigt, da aus den Untersuchungen von Sanio[1] an der Kiefer hervorgeht, dass der

[1] Über die Grösse der Holzzellen bei der gemeinen Kiefer (Pinus silvestris). Pringsh. Jahrb. f. w. Bot., Bd. VIII.

tangentiale Durchmesser der Tracheïden mit zunehmendem Alter wächst, um von einem bestimmten Alter an konstant zu werden.

Nun kann allerdings nicht verkannt werden, dass die Ausbildung der Tracheïden in radialer Richtung nicht denselben Bedingungen zu unterliegen braucht und vielfach in der Tat nicht unterliegt, wie die der in tangentialer Richtung. Andererseits wäre es ja möglich, dass doch innerhalb gewisser Grenzen, immer gleiche Verhältnisse vorausgesetzt, eine Abhängigkeit der radialen Streckung von der tangentialen vorhanden wäre.

Deshalb prüfte ich an der Fichte, ob das Saniosche Gesetz für den tangentialen Durchmesser auch für den radialen der Frühlingsholztracheïden gilt. Wieler[1] hatte diesen Punkt bereits für die Kiefer geprüft. Freilich konnte er nur ein Exemplar eingehender untersuchen, von einigen anderen nur wenige Ringe.

Es war für ihn nicht möglich, aus seinen Beobachtungen die Frage exakt zu beantworten, wenngleich die Ergebnisse auf eine Streckungszunahme hinwiesen. Da mir ein umfangreicheres Material zur Verfügung stand, durfte ich hoffen, diese Frage für die Fichte zu entscheiden.

Es ist wohl nicht nötig, besonders hervorzuheben, dass eine Streckung in infinitum für die Tracheïden ausgeschlossen ist. Es muss eine maximale Grösse für sie existieren, welche je nach der Spezies ungleich sein dürfte. Unter eine bestimmte Grösse kann natürlich der Durchmesser auch nicht herabsinken, denn die kleinste Tracheïde muss mindestens die Breite der Kambiumzelle besitzen. Alsdann hätte gar keine Streckung stattgefunden. In der Tat sind aber selbst die schmalsten Tracheïden immer noch breiter als die Kambiumzellen.

Soll die von mir aufgeworfene Frage, welche natürlich sowohl für Frühlings- wie Herbstholztracheïden zu stellen ist, entschieden werden, so müssen vor allen Dingen die minimalen und maximalen Werte der radialen Tracheïdendurchmesser bekannt sein. Um die Übersichtlichkeit über diese Werte der Tracheïden zu erleichtern, habe ich aus den Tabellen auf Seite 20—23 die folgende Zusammenstellung sämtlicher Messungen im Frühlings- und Herbst-

[1] Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Tharander forstl. Jahrb. 1892, Bd. 42.

holz, nach zunehmender Grösse des radialen Durchmessers geordnet, angefertigt. Bei den einzelnen Grössen ist angegeben, wie häufig sie im Frühlings- und Herbstholz wiederkehren.

Radialer Durchmesser der Tracheïden	Frühlingsholz	Herbstholz
0,01	—	1
0,011	—	2
0,012	—	—
0,013	—	9
0,014	—	6
0,015	1	14
0,016	2	47
0,017	3	26
0,018	3	31
0,019	7	10
0,020	3	5
0,021	2	7
0,022	2	1
0,023	6	—
0,024	4	—
0,025	3	—
0,026	7	—
0,027	9	1
0,028	3	—
0,029	4	—
0,030	8	—
0,031	7	—
0,032	9	—
0,033	7	—
0,034	12	—
0,035	7	—
0,036	17	—
0,037	19	—
0,038	3	—
0,039	3	—
0,040	6	—
0,041	1	—
0,042	—	—
0,043	1	—
0,044	1	—

Die kleinste Frühlingsholztracheïde hat eine Grösse von 0,015, die grösste von 0,044 mm, die kleinste Herbstholztracheïde eine Grösse von 0,01, die grösste von 0,027 mm. Die Grösse des radialen Durchmessers einer Fichtentracheïde kann demnach mindestens zwischen 0,01 und 0,044 mm schwanken. Der Durchmesser muss sogar noch kleiner werden können, denn die Werte für die Herbstholztracheïden sind stets aus einer grossen Zahl von peripheriewärts kleiner werdenden Elementen gewonnen. Der maximale Wert für die Frühlingsholztracheïde kann möglicherweise bei anderen Exemplaren noch grösser gefunden werden. Wenigstens muss diese Einschränkung gemacht werden, denn der maximale Wert ist bereits bei den von mir untersuchten Exemplaren sehr ungleich. Dürfte ich annehmen, dass die von mir gefundenen Zahlen wirklich die Grössenverhältnisse für die Tracheïde der Fichte erschöpfen, so würde sich ergeben, dass die absoluten Werte für die Fichte ganz andere sind, als für die Kiefer. Bei letzterer schwankt nach den Untersuchungen von Wieler[1] die Grösse viel bedeutender, zwischen 0,011 mm bis 0,083 mm, und dabei ist 0,011 der wahre Wert der kleinsten gemessenen Herbstholztracheïde. Es kommen demnach kleinere Tracheïden als bei der gemeinen Kiefer vor. Der Unterschied zwischen der kleinsten und grössten Tracheïde ist bei der Kiefer doppelt so gross als bei der Fichte.

Meine Tabelle lässt weiter erkennen, dass die Grösse der Herbstholztracheïde in die der Frühlingsholztracheïden übergeht, ebenso wie bei der Kiefer. So haben wir Frühlings- und Herbstholztracheïden von folgenden Grössen: 0,015; 0,016; 0,017; 0,018; 0.019; 0,020; 0,021; 0,022 und 0,027.

In welchen Ringen treten die kleinsten von mir für die Frühlingsholztracheïden beobachteten Grössen auf?

Die kleinsten Werte wurden gefunden

bei Nr. 11 im 7. Ringe mit 0,015 mm
bei Nr. 15 im 8. Ringe mit 0,017 mm

Bei den übrigen Exemplaren tritt die kleinste Frühlingsholztracheïde im 2. Ringe auf.

[1] l. c. S. 102.

Die kleinsten Herbstholztracheïden finden sich

bei Nr. 13 im 2. Ringe mit 0,01 mm
bei Nr. 15 im 8. u. 11. Ringe mit 0,011 mm
bei Nr. 8 im 2. 7. u. 17. Ringe mit 0,013 mm
bei Nr. 9 im 2. Ringe mit 0,013 mm
bei Nr. 11 im 7. Ringe mit 0,013 mm
bei Nr. 12 im 2. Ringe mit 0,013 mm
bei Nr. 14 im 2. Ringe mit 0,013 mm
bei Nr. 16 im 32. u. 33. Ringe mit 0,013 mm

Die grössten Frühlingsholztracheïden kommen vor

bei Nr. 6 im 37. Ringe mit 0,044 mm
bei Nr. 1 im 17. Ringe mit 0,043 mm
bei Nr. 7 im 47. Ringe mit 0,041 mm
bei Nr. 1 im 7. u. 22. Ringe mit 0,040 mm
bei Nr. 6 im 17. Ringe mit 0,040 mm
bel Nr. 7 im 42. Ringe mit 0,040 mm
bei Nr. 13 im 32. u. 47. Ringe mit 0,040 mm

ferner die grössten Herbstholztracheïden

bei Nr. 7 im 2. Ringe mit 0,027 mm
bei Nr. 1 im 27. Ringe mit 0,022 mm

Hieraus erhellt mit grosser Deutlichkeit, dass die kleinsten Tracheïden durchaus nicht immer in den ersten Ringen und ebenso, dass die grössten Tracheïden nicht immer in den später gebildeten Ringen vorkommen.

Abgesehen von den erwähnten Ausnahmen, trifft es im grossen und ganzen freilich zu, dass die Tracheïden, und zwar die Frühlings- und Herbstholztracheïden im 2. Ringe, dem ersten von mir gemessenen Ringe, am kleinsten sind. Es könnte sogar sein, dass in denjenigen Exemplaren, in welchen die kleinsten Durchmesser der Tracheïden in späteren Ringen auftreten, die Grösse des radialen Durchmessers der Tracheïden im ersten Ringe doch noch kleiner wäre. Nach den von mir ausgeführten Messungen im ersten Ringe zweier Exemplare zu urteilen, ist es aber nicht sehr wahrscheinlich (vergl. S. 10).

Wenn also im allgemeinen das Minimum des radialen Tracheïdendurchmessers des Frühlingsholzes im 2. Ringe zu suchen ist, so ist damit noch nicht gesagt, dass dieser Wert bei allen Exemplaren gleich gross ist.

Nr. 1	0,028 mm	Nr. 9	0,016 mm
„ 2	0,018 „	„ 10	0,023 „
„ 3	0,018 „	„ 11	0,017 „
„ 4	0,023 „	„ 12	0,018 „
„ 5	0,019 „	„ 13	0,019 „
„ 6	0,021 „	„ 14	0,016 „
„ 7	0,019 „	„ 15	0,022 „
„ 8	0,017 „	„ 16	0,019 „

Diese Zahlen zeigen ein recht bedeutendes Schwanken in ihrer Grösse.

Ebensowenig wie für das Minimum in den verschiedenen Exemplaren ein gleicher absoluter Wert für den radialen Durchmesser der Frühlingsholztracheïde ermittelt werden kann, ebensowenig ist das in den verschiedenen Exemplaren erreichte Maximum von gleicher Grösse.

Die nachstehende Tabelle gibt die Maxima für die Frühlingsholztracheïde der ersten 14 Exemplare an. Man ersieht aus derselben, wie bedeutend die Grössen nach den Individuen schwanken. Nur einmal wird der höchste Wert erreicht in Nr. 6 mit 0,044 mm.

Nr. 1	17. Ring	0,043 mm
„ 2	37. „	0,036 „
„ 3	17. „	0,032 „
„ 4	27. „	0,036 „
„ 5	27. „	0,038 „
„ 6	37. „	0,044 „
„ 7	47. „	0,041 „
„ 8	52. „	0,037 „
„ 9	47. „	0,034 „
„ 10	27. „	0,039 „
„ 11	22. „	0,037 „
„ 12	22. „	0,039 „
„ 13	32. „	0,040 „
„ 14	32. „	0,032 „

Alle diese Tatsachen beweisen, dass die Grösse des radialen Durchmessers bei den Frühlingsholztracheïden ausserordentlich variabel ist. Ähnliches fand Wieler ja auch für die Durchmesser der Kieferntracheïde.

Diese grosse Variabilität lässt es von vornherein nicht sehr wahrscheinlich erscheinen, dass der radiale Durchmesser eine gleichmässige Zunahme aufweist, wie es für den tangentialen von Sanio nachgewiesen wurde.

Die eingehende Prüfung meiner Schnitte ergibt Folgendes: Behält man die Möglichkeit im Sinne, dass ein gelegentliches Kleinerwerden der Tracheïden statthaben kann, so lässt sich in der Tat in grossen Zügen an den vorliegenden Schnitten ein Anwachsen des Tracheïdendurchmessers mit zunehmendem Alter der Ringe, wenigstens im Frühlingsholz, beobachten. Allerdings ist zwischen den einzelnen Exemplaren keine grosse Übereinstimmung vorhanden, indem das Maximum auf den verschiedenen Schnitten in verschiedenen Ringen erreicht wird, und indem das Anwachsen des Durchmessers bei ihnen in sehr verschiedener Weise statthat.

Die Zahlen in der Tabelle auf Seite 28 lehren demnach, dass das Maximum bei den verschiedenen Exemplaren in sehr verschiedenen Ringen eintritt. In diesen 14 Schnitten liegt es

1 mal	. . . .	im 47.	Ringe
1 „	. . . .	„ 52.	„
2 „	. . . .	„ 17.	„
2 „	. . . .	„ 22.	„
2 „	. . . .	„ 37.	„
3 „	. . . .	„ 27.	„
3 „	. . . .	„ 32.	„

Die absolute Grösse des Maximums ist auch in den einzelnen Schnitten sehr verschieden, doch kehrt das nämliche Maximum in mehreren Schnitten wieder, wie folgende Zusammenstellung zeigt:

2 mal	0,032	„	2 „	0,039	„
1 „	0,034	„	1 „	0,040	„
2 mal	0,036	„	1 mal	0,041	„
2 „	0,037	„	1 „	0,043	„
1 mal	0,038	„	1 „	0,044	„

Die absolute Grösse des Maximums schwankt also zwischen 0,032 und 0,044, d. h. um 27 %.

In einzelnen Fällen könnte man vielleicht geneigt sein, anzunehmen, dass das Maximum bereits eher eingetreten sei, indem die aus meinen Tabellen abgelesenen Zahlen gegenüber denen früherer Ringe nur geringe Differenzen aufweisen, welche eventuell vernachlässigt werden könnten (vergl. S. 14). Wenn man diesen Umstand berücksichtigt, könnte man also geneigt sein, in einzelnen Fällen das Maximum etwas früher zu legen:

in Nr. 2 an Stelle des 37. in den 32. Ring
in Nr. 3 an Stelle des 17. in den 12. Ring
in Nr. 9 an Stelle des 32. in den 27. Ring

Eine regelmässige Zunahme in der Tracheïdengrösse vom 2. Ringe bis zum Maximum weisen unsere Schnitte nicht auf. In einzelnen Fällen lässt sich allerdings eine gewisse Regelmässigkeit erkennen, in den meisten aber nicht, statt dessen wird vielfach ein Auf- und Abschwanken der Tracheïdengrösse bemerkbar. In anderen Fällen wiederum schaltet sich zwischen diesen Schwankungen eine mehrringige Konstanz in der Grösse der Tracheïden ein. Von welchen Faktoren das abhängt, soll hier nicht erörtert werden, da später darauf zurückzukommen sein wird. Hier begnüge ich mich mit der Darlegung der Tatsache.

Ist das Maximum erreicht, so müsste man erwarten, dass von diesem Punkte an die Grösse konstant bliebe. Aber auch das trifft in den meisten Fällen nicht zu. Da in Nr. 2, 6 und 7 das Maximum erst beim letzten Ringe erreicht wird, lässt sich bei ihnen über den weiteren Verlauf des Dickenwachstums nichts aussagen. In Nr. 5 und 9 bleibt die Grösse konstant, wenn wir wiederum einen Spielraum von 0,002 mm zulassen, doch folgen hier auf das Maximum nur wenige noch gemessene Ringe. In Nr. 8 folgt auf den Ring mit dem Maximum nur noch ein einziger Ring, doch geht die Tracheidengrösse sofort nicht unerheblich herunter, von 0.037 auf 0,031 mm. In anderen Fällen — Nr. 1, 3, 4, 10, 11, 12, 13, 14 — ist die Tendenz zur Konstanz bemerkbar, doch wechseln Ringe mit annähernd konstanter Grösse mit solchen, in welchen der Wert bedeutend herabsinkt, so z. B. in Nr. 3, 10, 11, 12, 13 und 14.

Vielleicht lässt sich am richtigsten das Ergebnis meiner Messungen und Erwägungen dahin zusammenfassen, dass die Tendenz zur Ausbildung von Tracheïden mit wachsendem Durchmesser, bis eine konstante Grösse erreicht wird, in der Pflanze vorhanden ist, dass sie aber nur dann wirklich zur Geltung kommen kann, wenn in jedem Jahre die Vegetationsverhältnisse genau die nämlichen sind, dass sie verdeckt wird, wenn ein Schwanken in denselben eintritt. Jedenfalls — das zeigen meine Zahlen unwiderleglich — erweist sich der Einfluss der Vegetationsverhältnisse mächtiger, als das dem Kambium innewohnende Bestreben zur allmählichen Vergrösserung des Tracheïdendurchmessers.

Der Punkt verdient übrigens noch eine kurze Erwähnung, dass das von mir ermittelte Maximum in den verschiedenen Exemplaren sehr verschieden gross ist, ohne dass irgend eine Gesetz- oder Regelmässigkeit darin zu erkennen ist. Vielleicht ist das so zu deuten: Das wirkliche Maximum wird nur in einem Schnitte erreicht (Nr. 6). In den anderen Schnitten bleibt die Tracheïdengrösse immer unter demselben, da die Wachstumsverhältnisse der Kambiumzellen derartige sind, dass dies Maximum nicht erreicht werden kann. Man könnte hier also höchstens von einem relativen Maximum sprechen. Sind wir auf Grund des Exemplares 6 berechtigt, das Maximum im 37. Ringe zu suchen, so müssten wir wenigstens das relative Maximum auf den anderen Schnitten auch hier finden. Das trifft jedoch nicht zu, sondern die Lage ist sehr unregelmässig. Wenn die vom Kambium angestrebte Tracheïdengrösse herabgedrückt werden kann durch die in ihm herrschenden, augenblicklich gegebenen Wachstumsverhältnisse, so erklärt sich hieraus, warum das eine Mal das relative Maximum vor den 37., das andere Mal hinter den 37. Ring fällt. Im ersteren Falle verschlechtern sich also in allen Ringen, die nachfolgen, die Wachstumsverhältnisse, im anderen Falle sind sie in den jüngeren Ringen so ungünstig, dass das zu erwartende Maximum nicht erreicht wird. Es wird erst wieder bemerkbar in einem späteren Ringe, wenn sich die Wachstumsverhältnisse gebessert haben.

Es bleibt für mich noch übrig, dieselben Beobachtungen für das Herbstholz anzustellen, um zu ermitteln, ob etwa für dieses irgend eine Gesetzmässigkeit vorhanden ist. In den 14 Schnitten findet sich das Maximum in folgenden Ringen:

Nr. 1	27. Ring	0,022 mm
„ 2	32. „	0,019 „
„ 3	7. „	0,018 „
„ 4	12. „	0,021 „
„ 5	22. „	0,020 „
„ 6	7. „	0,018 „
„ 7	2. „	0,027 „
„ 8	37. „	0,017 „
„ 9	47. „	0,018 „
„ 10	27. „	0,019 „
„ 11	62. „	0,018 „
„ 12	102. „	0,021 „
„ 13	52. „	0,019 „
„ 14	27. „	0,018 „

Das Maximum liegt also:

1 mal . . . . im 2. Ringe
2 „ . . . . „ 7. „
1 „ . . . . „ 12. „
1 „ . . . . „ 22. „
3 „ . . . . „ 27. „
1 „ . . . . „ 32. „
1 „ . . . . „ 37. „
1 „ . . . . „ 47. „
1 „ . . . . „ 52. „
1 „ . . . . „ 62. „
1 „ . . . . „ 102. „

Das Maximum schwankt bedeutend, zwischen 0,017 mm und 0,027 mm, und lässt in seiner Lage noch weniger Regelmässigkeit als beim Frühlingsholz erkennen, da es fast in jedem Ringe an einer andern Stelle liegt. Etwas mehr Regelmässigkeit ist in dem Auftreten der minimalen Herbstholztracheïden zu bemerken:

Nr. 1	12. Ring	0,017 mm	Nr. 8	2. Ring	0,013 mm
„ 2	2. „	0,015 „	„ 9	2. „	0,013 „
„ 3	2. „	0,016 „	„ 10	2. „	0,016 „
„ 4	2. „	0,016 „	„ 11	7. „	0,013 „
„ 5	2. „	0,016 „	„ 12	2. „	0,013 „
„ 6	2. „	0,016 „	„ 13	2. „	0,010 „
„ 7	7. „	0,016 „	„ 14	2. „	0,013 „

Das Minimum liegt

11 mal	im	2. Ring
2 „	„	7. „
1 „	„	12. „

Hieraus geht hervor, dass im Grossen und Ganzen ebenso wie beim Frühlingsholz auch beim Herbstholz in den ersten Ringen die kleinsten Elemente auftreten. Mit zunehmendem Alter wächst nicht nur der radiale Durchmesser der Frühlingsholz-, sondern auch derjenige der Herbstholztracheïden. Die Grenze dieser Zunahme zu bestimmen ist natürlich hier noch schlechter möglich, als beim Frühlingsholz, da die Lage des Maximums noch unregelmässiger ist. Auch ist die Differenz zwischen grösster und kleinster Herbstholztracheïde in den einzelnen Exemplaren viel geringer als zwischen grösster und kleinster Frühlingsholztracheïde.

Diese Differenz beträgt:

2 mal	0,002 mm
3 „	0,004 „
6 „	0,005 „
1 „	0,008 „
1 „	0,009 „
1 „	0,011 „

Die Prüfung des Herbstholzes in Bezug auf meine Frage gestaltet sich also noch ungünstiger als die für das Frühlingsholz. In gewisser Weise kann das nicht besonders überraschen. In demselben Ringe sind die Frühlingsholztracheïden von annähernd gleicher Grösse, die ermittelte mittlere Grösse ist demnach ein richtiges Mass für die Frühlingsholztracheïde. Dagegen ist die mittlere Herbstholztracheïde aus ungleichen Tracheïdengrössen ermittelt, da die Tracheïden bekanntlich peripheriewärts kleiner werden. Ihr Wert hängt also, und zwar, wie ich bemerken muss, im hohen Masse ab von den auf die Streckungsverhältnisse der Kambiumzellen einwirkenden Faktoren. Diese müssen, nach der Natur der Verhältnisse, schärfer zur Geltung kommen im Herbstholz, als im Frühlingsholz, wo manche Bedingungen sicher konstanter sind, was sich schon daraus ergibt, dass Frühlingsholz entstehen kann ohne Anhangsorgane, während das Herbstholz nur im Zusammenhang mit diesen gebildet wird.

Während also in meinen späteren Betrachtungen mit der Tendenz zur Grössenzunahme bei den Frühlingsholztracheïden gerechnet werden muss, ist das für das Herbstholz nicht erforderlich. Im Folgenden wird überhaupt ein Nachdruck besonders nur auf die Frühlingsholztracheïden zu legen sein.

Wie verhalten sich verschiedene Individuen von demselben Standorte in Bezug auf die Streckungsverhältnisse der Tracheïden?

Wenn die Streckungsverhältnisse der Tracheïden in radialer Richtung vererbt wären, dann müssten in denselben Jahresringen verschiedener Individuen von demselben Standorte die Grössenverhältnisse der Tracheïden in Bezug auf den radialen Durchmesser übereinstimmen. Wenn dagegen die Verhältnisse nicht vererbt, sondern abhängig von den Vegetationsfaktoren sind, so darf ein Schwanken der Grösse des radialen Durchmessers erwartet werden, denn selbst gleich alte Individuen aus dem nämlichen Bestand befinden sich in Bezug auf die einzelnen Vegetationsfaktoren doch nicht unter absolut gleichen Bedingungen.

Um darüber klar zu werden, ob individuelle Differenzen vorhanden und wie gross sie eventuell sind, ist es notwendig, Exemplare von demselben Standorte miteinander zu vergleichen.

Eine derartige Untersuchung war umso dankenswerter, als bisher in der Literatur keine Beobachtungen weder für die Fichte, noch für andere Koniferen und Laubhölzer vorlagen, es daher sehr erwünscht war, Aufschluss darüber zu erhalten, inwieweit Exemplare aus demselben Bestande Verschiedenheiten in dem Bau des Holzes erkennen lassen. Die Kenntnis dieser Verhältnisse ist notwendig, wenn man beabsichtigt, Exemplare von verschiedenen Standorten miteinander zu vergleichen, und ist auch für die Methodik der ferneren Forschung von Bedeutung.

Sind nämlich individuelle Verschiedenheiten vorhanden, so wären dieselben immer zu eliminieren, wenn es sich darum handelt, Bäume von verschiedenen Standorten miteinander zu vergleichen: das ist aber nur ausführbar, indem eine entsprechend grosse Anzahl von Individuen in die Untersuchung gezogen wird. Die Kenntnis der individuellen Verhältnisse ist erforderlich, wenn man in methodischer Hinsicht keine Fehler begehen will.

Umso lieber habe ich mich der Mühe unterzogen, die Frage zu prüfen, als mein umfangreiches Material sehr geeignet dazu erschien.

Von den 14 Exemplaren aus Lahr, Todtnau und Kirchzarten lassen sich je einige zu Gruppen zusammenfassen nach Standort, Betriebsart, Alter, und zwar in 4 Gruppen:

1. Nr. 10, 11, 12, 13, 14 aus Kirchzarten.
2. „ 8, 9 . . . . . „ Todtnau.
3. „ 4, 5 . . . . . „ Lahr, mittlere Stammsorte.
4. „ 1, 2, 3 . . . , „ Lahr, jüngere Stammsorte.

Die Exemplare Nr. 4, 5, 2, 3 sind gleich alt, während Nr. 1 jünger ist. Im übrigen verweise ich auf Seite 6 und folgende, wo ich Eingehendes über mein Material mitgeteilt habe.

Um die Übersicht über die an diesen Exemplaren ausgeführten Messungen zu erleichtern, habe ich im nachfolgenden eine Tabelle eingefügt, welche die auf Seite 20—23 ausführlich mitgeteilten Zahlen nochmals zusammenfasst und in zweckentsprechender Weise gruppiert. Dieselbe enthält links die Nummern der Bäume, rechts davon 11 Rubriken, die mit der Zahl der Jahresringe überschrieben sind. In diesen Rubriken sind 2 Kolumnen, von denen die linke die absolute Grösse der Frühlings-, die rechte die der Herbstholztracheïden enthält.

Siehe die Tabelle auf folgender Seite.

Fasse ich zunächst die Frühlingsholztracheïden ins Auge, so zeigt meine Tabelle unzweideutig, dass recht bedeutende individuelle Differenzen vorhanden sind.

Die Exemplare von Kirchzarten lassen in keinem Ringe den gleichen Wert erkennen, wohl findet sich hin und wieder eine Übereinstimmung zwischen zwei oder drei Exemplaren, aber ganz regellos, wie aus der folgenden Zusammenstellung hervorgeht.

im 7. Jahresring . . . bei Nr. 12 u. 13.
„ 27. „ . . . . „ „ 11 u. 13.
„ 37. „ . . . . „ „ 12 u. 13.
„ 42. „ . . . . „ „ 12 u. 13.

Nummer der Bäume	Jahresring:																					
	2.		7.		12.		17.		22.		27.		32.		37.		42.		47.		52.	
	absolute Grösse der Tracheïden des:																					
	F.H.	H.H.	F.H.	H.H.	F.H.	H.H.	F.H.	H.H.	F.H.	H.H.	F.H.	H.H.	F.H.	H.H.	F.H.	H.H.	F.H.	H.H.	F.H.	H.H.	F.H.	H.H.
10	0,023	0,016	0,029	0,016	0,033	0,018	0,034	0,018	0,033	0,018	0,039	0,019	0,036	0,017	0,037	0,018	0,037	0,018	0,034	0,019	0,035	0,018
11	0,017	0,014	0,015	0,013	0,024	0,016	0,025	0,016	0,037	0,017	0,037	0,016	0,037	0,015	0,030	0,016	0,036	0,015	0,033	0,016	0,027	0,015
12	0,018	0,013	0,023	0,014	0,030	0,015	0,033	0,015	0,039	0,017	0,036	0,015	0,036	0,016	0,037	0,016	0,037	0,016	0,038	0,017	0,037	0,019
13	0,019	0,010	0,023	0,015	0,027	0,016	0,037	0,016	0,034	0,016	0,037	0,018	0,040	0,017	0,037	0,016	0,037	0,017	0,040	0,017	0,036	0,019
14	0,016	0,013	0,022	0,016	0,026	0,014	0,026	0,016	0,027	0,015	0,027	0,018	0,032	0,018	0,032	0,015	0,026	0,014	0,027	0,016	0,023	0,015
8	0,017	0,013	0,019	0,013	0,028	0,016	0,026	0,013	0,031	0,016	0,031	0,016	0,026	0,016	0,026	0,017	0,032	0,016	0,030	0,017	—	—
9	0,016	0,013	0 021	0,016	0,025	0,014	0,028	0,016	0,024	0,016	0,032	0,015	0,033	0,017	0,034	0,016	0,032	0,016	0,034	0,018	—	—
4	0,023	0,016	0,032	0,016	0,029	0,021	0,020	0,018	0,033	0,020	0,036	0,019	0,032	0,016	—	—	—	—	—	—	—	—
5	0.019	0,016	0,027	0,016	0,033	0,019	0,030	0,019	0,035	0,020	0,038	0,019	0,037	0,017	—	—	—	—	—	—	—	—
1	0,028	0,018	0,040	0,018	0,037	0,017	0,043	0,021	0,040	0,021	0,038	0,022	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	0,018	0,015	0,027	0,016	0,026	0,018	0,030	0,018	0,024	0,018	0,029	0,018	0,034	0,019	—	—	—	—	—	—	—	—
3	0,018	0,016	0,029	0,018	0,030	0,017	0,032	0,017	0,027	0,016	0,030	0,016	0,031	0,018	—	—	—	—	—	—	—	—

Die Übereinstimmung in der Tracheïdengrösse ist bei den einzelnen Exemplaren demnach nur eine zufällige. Am meisten Übereinstimmung zeigen noch Nr. 12 und Nr. 13.

Bei den zwei Todtnauer Exemplaren findet sich genaue Übereinstimmung im 42. Ringe, annähernde Übereinstimmung im 2., 7., 17. und 27. Ringe:

2. Ring	0,017 mm	0,016 mm	+ 0,001 mm
7. „	0,019 „	0,021 „	— 0,002 „
17. „	0,026 „	0,028 „	— 0,002 „
27. „	0,031 „	0,032 „	— 0,001 „

Von 10 Ringen ist Übereinstimmung vorhanden in 5 Fällen. In den anderen 5 Ringen ist die Differenz eine zum Teil recht beträchtliche.

12. Ring	0,028 mm	0,025 mm	+ 0,003 mm
22. „	0,024 „	0,031 „	— 0,007 „
32. „	0,026 „	0,033 „	— 0,007 „
37. „	0,026 „	0,034 „	— 0,008 „
47. „	0,030 „	0,034 „	— 0,004 „

Bei den Fichten Nr. 4 und Nr. 5 aus Lahr ist überhaupt keine Übereinstimmung wahrzunehmen. In einzelnen Ringen (22. u. 27.) sind freilich die Differenzen nicht bedeutend, im grossen und ganzen aber immerhin so beträchtlich, dass sie nicht vernachlässigt werden können.

2. Ring	0,023 mm	0,019 mm	+ 0,004 mm
7. „	0,032 „	0,027 „	+ 0,005 „
12. „	0,029 „	0,033 „	— 0,004 „
17. „	0,020 „	0,030 „	— 0,010 „
22. „	0,033 „	0,035 „	— 0,002 „
27. „	0,036 „	0,038 „	— 0,002 „
32. „	0,032 „	0,037 „	— 0,005 „

Nicht günstiger gestalten sich die Verhältnisse für die Lahrer Exemplare Nr. 1, 2 und 3. Für Nr. 1 weichen die Zahlen bedeutender von Nr. 2 und Nr. 3 ab, als diese beiden unter einander

verschieden sind. Letztere beide zeigen freilich nur in einem Ringe — 2. — vollständige Übereinstimmung, sonst aber annähernde, zum Teil freilich nur sehr annähernde, selbst wenn man Differenzen von 0,001 bis 0,002 vernachlässigt.

7. Ring	0,027 mm	0,029 mm	— 0,002 mm
12. „	0,026 „	0,030 „	— 0,004 „
17. „	0,030 „	0,032 „	— 0,002 „
22. „	0,024 „	0,027 „	— 0,003 „
27. „	0,029 „	0,030 „	— 0,001 „
32. „	0,034 „	0,031 „	+ 0,003 „

Im Ring 7, 17 und 27 ist die Übereinstimmung ziemlich gut, schlecht dagegen im 12., 22. und 32.

In den 4 besprochenen Gruppen sind mit Ausnahme von Nr. 2 und Nr. 3, sowie Nr. 4 und Nr. 5, Exemplare miteinander verglichen worden, welche ungleichaltrig sind. Es ist dies natürlich durchaus zulässig, denn ich vergleiche ja stets den nämlichen Ring, und das Alter der Bäume kann auf die Streckung des Tracheïdendurchmessers keinen Einfluss haben, wenn die Grösse derselben abhängig ist von inneren Ursachen, d. h. vererbt ist.

Übrigens liefern ja die beiden Paare gleich alter Fichten keine bessere Übereinstimmung, als die ungleichaltrigen.

Bei den gruppenweise verglichenen Exemplaren können in der Streckung immer nur die geringen Differenzen in den Vegetationsfaktoren zur Geltung kommen, wie sie auf demselben Standorte für einzelne Individuen vorhanden sein müssen. Aber diese genügen, um die Streckung so bedeutend zu beeinflussen, dass nur jene geringe Übereinstimmung, welche wir eben konstatiert haben, hervorgerufen wird. Wären die Streckungsverhältnisse wirklich vererbt, wie Krabbe,[1] Strasburger[2] und früher auch R. Hartig[3] annahmen, so darf man erwarten, dass sie sich in bedeutendem Masse gegenüber diesen äusseren Einwirkungen zu behaupten wüssten.

[1] Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen. Berlin 1886.

[2] Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in der Pflanze. Jena 1891. Histolog. Beiträge. Heft III.

[3] Ein Ringelungsversuch. Allgem. Forst- und Jagdzeitung 1889.

Vererbt kann eigentlich nur das Maximum der Streckung sein. Stimmten die äusseren Bedingungen für die einzelnen vergleichbaren Individuen mathematisch genau überein, so müssten die Tracheïden in demselben Ringe von gleicher Grösse sein. In der Variation im Wachstum der Bäume muss demnach diese Grösse gleichfalls variiren. Umgekehrt können wir also aus solchen Variationen des Tracheïdendurchmessers den Schluss ziehen, dass die Lebensbedingungen, unter welchen die Exemplare gewachsen, nicht genau die nämlichen sind.

Da die individuellen Differenzen bei den vergleichbaren Exemplaren bereits im Frühlingsholz deutlich hervortreten, wäre es überflüssig, die Prüfung noch auf die Herbstholzelemente auszudehnen, was übrigens auf Grund der in meinen Tabellen mitgeteilten Zahlen leicht ausführbar wäre.

Der Vergleich meines Materiales lehrt, dass Exemplare, welche demselben Standorte entnommen werden, die daher im allgemeinen als gleich zu gelten haben, doch noch bedeutende Verschiedenheiten in der Grösse des radialen Durchmessers der Tracheïden aufweisen. Es sind also in der Tat individuelle Differenzen vorhanden, aber sie stehen nicht wie die individuellen Differenzen bei manchen anderen physiologischen Vorgängen unerklärlich da, sondern sie müssen daraus erklärt werden, dass die ganze vegetative Entwicklung der Exemplare eine ungleiche ist. Wenn auch theoretisch solche Bäume als gleich gelten, so sind sie es tatsächlich nicht. Schon äusserlich lässt sich leicht zeigen, dass auf demselben Standorte recht beträchtliche Verschiedenheiten vorkommen können. Freilich sind die Vegetationsfaktoren für alle die nämlichen. Auch in quantitativer Beziehung sind sie gleich, aber ihre Wirkung ist eine ungleiche. Zunächst sind nicht alle Exemplare von Haus aus von absolut gleicher Grösse und Ausbildung. In den frühesten Jugendzuständen sind bereits individuelle Differenzen vorhanden, welche eine ungleiche Ausbildung der Pflanze, wenn auch vielleicht nur in geringem Masse, veranlassen. Derartig ungleiche Exemplare werden auf die Vegetationsfaktoren in ungleicher Weise reagieren. Es kommt hinzu, dass die Stellung der Bäume im Bestand nicht absolut gleich ist, auch hieraus müssen Ungleichheiten sich ergeben, wodurch eine verschiedene Wirkung der Vegetationsfaktoren ermöglicht wird. So

wirken die ursprünglichen individuellen Ungleichheiten mit zufälligen Ungleichheiten des Standortes zusammen, um eine ungleiche Ausbildung der Individuen zu bewirken, wodurch natürlicherweise wiederum die individuellen Differenzen gesteigert werden. Die Verschiedenheiten mehrerer Individuen sprechen sich schon, wenn sie eine einigermassen beträchtliche Grösse erlangen, äusserlich im Wuchse und in der Massenproduktion des Holzes aus.

In der Tat lässt sich auf Grund solcher äusserlich bereits wahrnehmbaren Verschiedenheiten behaupten, dass ein Teil des untersuchten Materiales ungleich ausgebildet sein muss.

Es liegen z. B. für die gleich alten Exemplare von Lahr entsprechende Angaben vor, aus denen das zu schließen ist, während es an Angaben für die Bäume aus der höheren Lage, aus Todtnau und Kirchzarten, fehlt.

Die beiden gleich alten Exemplare Nr. 4 und Nr. 5 haben z. B. eine ungleiche Höhe und ungleichen Durchmesser.

Exemplar	Höhe	Durchmesser
Nr. 4	12 m	19,8 cm
Nr. 5	14 m	14,5 cm

Da das Längenwachstum ungleich verlaufen ist, und da die Massenproduktion eine ungleiche gewesen ist, so müssen sich beide Exemplare nicht unerheblich verschieden entwickelt haben.

Ebenso geht es mit den anderen Exemplaren von Lahr. Die 37jährigen Exemplare Nr. 2 und Nr. 3 haben folgende Höhe und folgenden Durchmesser:

Exemplar	Höhe	Durchmesser
Nr. 2	10,9 m	9,8 cm
Nr. 3	8,5 m	8,1 cm

Wie bedeutend in der Tat in demselben Bestande die individuellen Differenzen anwachsen können, beweist das Exemplar Nr. 1. In einem Alter von 28 Jahren hat es eine Höhe von 8,4 m und einen Stammdurchmesser von 9,4 cm; es ist also dicker als Nr. 3 und wenig dünner als Nr. 2. Mir scheint, dass der Hinweis auf diese Verhältnisse genügt, um die Ansicht zu begründen, dass die Entwicklung der Exemplare aus demselben Bestande eine

ungleiche gewesen ist, und dass die Verschiedenheit in den Streckungsverhältnissen der Tracheïden in dem nämlichen Jahresringe in Zusammenhang mit diesen Verhältnissen gebracht werden muss. Zu bemerken wäre hierbei noch, dass es sich um Exemplare handelt, welche mitten im Bestande gewachsen waren, und nicht etwa um Randexemplare, welche, wie bekannt,[1] gegenüber den im Innern des Bestandes stehenden Exemplaren sich bedeutend verschieden ausbilden.

Wie meine Zahlen zeigen, sind die Unterschiede zwischen Bäumen von demselben Standorte in der Tracheïdengrösse zum Teil recht bedeutend. Es wird deshalb noch zu prüfen sein, ob diese individuellen Differenzen nicht so bedeutend anwachsen können, dass sie grösser werden als die Differenzen zwischen Exemplaren von verschiedenen Standorten. Auf diesen Punkt beabsichtige ich später noch näher einzugehen. Zugleich werde ich dann von der Einwirkung der verschiedenen Höhenlage und Bestandsart auf die Ausbildung der Tracheïden zu sprechen haben.

Als ich diese Untersuchungen über die individuellen Verschiedenheiten der Exemplare von demselben Standorte bereits ausgeführt hatte, erschien eine Untersuchung von R. Hartig,[2] welcher seine Aufmerksamkeit gleichfalls diesem Punkte geschenkt hat.

Hartig ermittelte das Gewicht des Holzes von 6 Stämmen desselben Bestandes, die 3 Stammklassen angehörten, und fand, dass die Holzgüte der Stämme eine sehr verschiedene ist, und zwar steht sie im engsten Zusammenhange mit den Streckungsverhältnissen der Tracheïden. Seine 6 Probestämme zeigen eine Grösse der Tracheïden, welche mit deren Wuchsgeschwindigkeit korrespondiert und im umgekehrten Verhältnis zur Holzgüte steht. Die Holzgüte wurde aus je 10 Jahresringen ermittelt, die Tracheïdengrösse wurde für den je 10. Ring bestimmt. In welcher Weise die Ermittlung der Tracheïdengrösse geschah, wird nicht erwähnt. Nachstehend lasse ich die Werte für die Grösse des radialen Durchmessers der Tracheïden in der Baumhöhe von 1,3 m nach der Angabe von Hartig folgen:

[1] Das Holz der Deutschen Nadelwaldbäume. Kap. IX.

[2] Die Verschiedenheit in der Qualität und im anatomischen Bau des Fichtenholzes. Forstl.-naturwissschaftl. Zeitschrift. 1892. 6. Heft (Juni).

Nummer der Ringe	Exemplar:					
	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
	mm	mm	mm	mm	mm	mm
20.	0,025	0,021	0,020	0,025	0,019	—
30.	0,029	0,034	0,026	0,026	0,029	0,028
40.	0,036	0,032	0,031	0,025	0,029	0,025
50.	0,032	0,032	0,029	0,025	0,029	0,021
60.	0,034	0,035	0,030	0,026	0,028	0,027
70.	0,033	0,033	0,030	0,025	0,026	0,022
80.	0,032	0,031	0,030	0,024	0,021	0,021
90.	0,030	0,036	0,030	0,022	0,021	0,030
100.	0,030	0,035	0,028	0,024	0,021	0,015
Mittel:	0,031	0,032	0,028	0,025	0,023	0,020

Diese Zahlen zeigen also ebensowenig Übereinstimmung, wie meine eigenen, wenn man alle 6 Stämme miteinander vergleicht. Fasst man sie paarweise zusammen, so ist die Übereinstimmung etwas besser. Ich erblicke aus dem Grunde in den Hartig'schen Zahlen nur eine Bestätigung des von mir oben Auseinandergesetzten.

Ist eine Beziehung zwischen den Streckungsverhältnissen der Tracheïden im Frühlingsholz und der Breite des Ringes, resp. des Flächenzuwachses vorhanden?

In seinen Untersuchungen „Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstumes“ teilt Wieler[1] Beobachtungen mit, welche dartun, dass bei Ricinus communis und Helianthus annuus, wenn unter der Ungunst der Ernährungsverhältnisse die Entwickelung der Pflanzen hinter der normalen zurückblieb, nicht nur die Masse des Holzes, auf dem Querschnitt betrachtet, absolut bedeutend vermindert war, sondern dass auch die Elemente in radialer Richtung weniger gestreckt waren. Auf dieselbe Strecke des Radius entfallen also bei diesen Exemplaren mehr Elemente, als bei normalen Exemplaren. Mit der Verminderung der Holz-

[1] Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1887. Bd. XVIII.

produktion geht demnach eine Verminderung der Streckung der Elemente Hand in Hand. Die beiden Prozesse der Zellbildung und Zellstreckung scheinen in gleichem Sinne von denselben Faktoren beeinflusst zu werden. Wieler verallgemeinerte diese Beobachtung, gestattete sie doch eine Reihe von Erscheinungen verständlich zu machen. Nach Mohl[1] und H. Fischer[2] soll die Breite des Herbstholzes eines Jahresringes bei Nadelhölzern im umgekehrten Verhältnis zur Ringbreite stehen. Werden Zellbildung und Zellstreckung im gleichen Sinne beeinflusst, so müssen auch bei den Koniferen die Elemente um so kleiner werden, je geringer die Gesamtproduktion an Holz ist. Alsdann muss der Anteil des aus weniger gestreckten Elementen bestehenden Holzes am Jahresringe um so grösser werden. Ebenso würden sich die Beobachtungen von Kny[3] und R. Hoffmann[4] erklären, dass bei exzentrisch gebauten Stämmen auf der breiteren Seite grössere Gefässe und weitlumigere Zellen auftreten, dass der Unterschied zwischen dem Holz auf den entgegengesetzten Seiten des Jahresringes so gross werden kann, wie er zwischen Frühlings- und Herbstholz besteht. Mit der geringeren Massenproduktion an Holz bleibt auf der kleinen Seite auch die Streckung der gebildeten Elemente gering.

Zum Gegenstand eingehender Untersuchungen hat Wieler[5] diesen Punkt später für die Kiefer gemacht. Aus seinen Zahlen ergibt sich, dass eine Beziehung zwischen der Ringbreite und dem Tracheïdendurchmesser vorhanden ist. Natürlich ist diese Beziehung keine mathematisch genaue, „sodass jeder kleinen Differenz in der Ringbreite auch eine solche in der Durchmessergrösse der Tracheïden entsprechen muss und umgekehrt. Das ist nicht zu erwarten, da wir gar nicht wissen, in welcher Abhängigkeit die Streckungsverhältnisse von der Ausgiebigkeit des Dickenwachstums

---

[1] Botan. Zeitg. 1862. Seite 228.

[2] Flora 1885. Seite 305.

[3] Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen. Berlin 1882.

[4] Untersuchungen über die Wirkung mechanischer Kräfte auf die Teilung, Anordnung und Ausbildung der Zellen beim Aufbau des Stammes der Laub- und Nadelhölzer. Sondershausen 1885. (Diss.) Seite 8.

[5] Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverh. d. Bäume. Tharand. f. J. 1892. Bd. 42.

stehen. Bei geringen Unterschieden in der Ringbreite zweier Exemplare braucht deshalb die Abhängigkeit der Durchmessergrösse von der Ringbreite nicht deutlich hervorzutreten. Bei starken Gegensätzen hingegen ist sie unleugbar.“ [1] Auch für die Buche besteht nach Wieler[2] diese Abhängigkeit. Allerdings beziehen sich diese Bestimmungen nur auf einige wenige Exemplare und Messungen. Doch beobachtete Wieler das Gleiche an anderen Laubhölzern und zwar an jungen Topfpflanzen von Acer platanoides, Betula alba, Fraxinus excelsior und an Stecklingsexemplaren von Vitis vinifera, Ampelopsis quinquefolia, Ribes rubrum, Populus canadensis und Salix alba.[3]

Da meine Untersuchungen an der Fichte ergeben hatten, dass auch bei ihr der radiale Durchmesser der Tracheïde variabel ist, wünschte ich festzustellen, ob diese Variabilität etwa wie bei den anderen Pflanzen auch bei der Fichte in Zusammenhang steht mit der Ringbreite, resp. dem Flächeninhalt der Ringe. Inzwischen ist hierüber eine Veröffentlichung erschienen. In seinen Untersuchungen „Die Verschiedenheiten in der Qualität und im anatomischen Bau des Fichtenholzes“ kommt Hartig[4] zu denselben Ergebnissen wie Wieler: „Sorgfältige Messungen haben die höchst auffallende und wichtige Thatsache dargethan, dass innerhalb desselben gleichaltrigen Waldbestandes die so auffallende Verschiedenheit der Holzgüte in der Grösse der Elementarorgane ihre wichtigste Erklärung finden. Schon vom 20.—30. Lebensjahre an und sicherlich bereits in noch früherem Jugendstadium, mithin in einer Zeit, in welcher alle Klassenstämme des 100jährigen Bestandes zu den dominierenden Individuen gehören, zeigen die 6 Probestämme eine Grösse der Tracheïden, welche mit deren Wuchsgeschwindigkeit korrespondiert und im umgekehrten Verhältnis zur Holzgüte steht. Der erste Klassenstamm besitzt die grössten Tracheïden, der schwächste Stamm die kleinsten.“[4] Zunächst möchte ich darauf hinweisen, dass diese Thatsache durchaus nicht so auffallend ist, wie Hartig sie hinstellt. Der Gedanke war klar und präzise von

---

[1] l. c. p. 97.

[2] l. c. p. 103.

[3] l. c. Abschn. B. Experimentelle Untersuchungen mit Laub- u. Nadelhölzern.

[4] Forstlich-naturwissenschaftlliche Zeitschrift. 1. Jahrgang, 1892, 6. Heft, S. 227 und 228.

Wieler[1] formuliert worden und hatte auch durch ihn bereits eine tatsächliche Begründung gefunden. Es galt also nur die Richtigkeit desselben für die Fichte zu prüfen, für die er demnach gültig zu sein scheint.

Andererseits ist dies Ergebnis der Hartig'schen Untersuchung sehr erfreulich, da es einen bedeutsamen Schritt Hartigs der Wieler'schen Erklärung der Jahresringbildung entgegen bedeutet.

Die Güte des Holzes, d. h. die Schwere desselben, ist umso grösser, je schmäler die Ringe sind — vorausgesesetzt, dass die Breite nicht unter eine bestimmte Grösse herabsinkt, — umso geringer, je breiter sie sind, weil in dem ersteren Falle die Tracheïden verhältnismässig wenig, im zweiten Falle dagegen verhältnismässig bedeutend gestreckt sind.

Für die 6 Klassenstämme desselben gleichaltrigen Waldbestandes hat Hartig das Gewicht aus 10 Ringen ermittelt und die Grösse der Frühlingsholztracheïde für je den 10. Ring bestimmt. Im Folgenden stelle ich die Zahlen für die Scheiben aus der Höhe von 1,3 m zusammen.

Nr. der Bäume	Substanz 100—90 g	Nr. des Ringes 100 mm	Substanz 90—80 g	Nr. des Ringes 90 mm	Substanz 80—70 g	Nr. des Ringes 80 mm	Substanz 70—60 g	Nr. des Ringes 70 mm	Substanz 60—50 g	Nr. des Ringes 60 mm	Substanz 50—40 g	Nr. des Ringes 50 mm	Substanz 40—30 g	Nr. des Ringes 40 mm	Substanz 30—x g	Nr. des Ringes 30 mm
I.	33,1	0,030	33,0	0,030	33,8	0,032	33,2	0,033	38	0,034	37,4	0,032	37,5	0,036	35,3	0,029
II.	32,9	0,035	31,9	0,036	34,6	0,031	33,6	0.033	35,2	0,035	36,6	0,032	33,5	0,032	—	0,034
III.	38,7	0,028	37,0	0,028	36,6	0,030	39,8	0,030	40,8	0,030	36,6	0,029	39,9	0,031	39,9	0,026
IV.	49,8	0,024	47,8	0,022	47,9	0,024	45,9	0,025	44,1	0,026	46,1	0,025	44,4	0,025	44,8	0,026
V.	—	0,021	45,5	0,021	45,0	0,021	42,1	0,026	41	0,028	41,1	0,026	44,2	0,029	38,8	0,029
VI.	—	0,015	58,4	0,020	55,5	0,021	49,9	0,022	49	0,027	47,1	0,021	46,4	0,025	45,7	0,028

Diese Zahlen zeigen, dass eine Beziehung zwischen der Streckung der Tracheïden in radialer Richtung und dem Gewichte des Holzes in den Hauptzügen besteht. Eine direkte Abhängigkeit in jedem Falle ist nicht vorhanden, doch darf hierbei nicht unberücksichtigt

[1] Beiträge zur Kenntnis des Dickenwachstums. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., XVIII, Heft 1, 1887. — Über die Ursachen der Jahresringbildung der Pflanzen Forstwiss. Zentralblatt, X, 1889. — Über die Abhängigkeit der Jahresringbildung von den Ernährungsverhältnissen. Allgem. Forst- u. Jagdztg., Mai 1891. — Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Tharand. forstl. Jahrb., Bd. 42.

Jahresring:	2			7.			12.			17.			22.			27.			32.		
Nummer der Bäume	absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der		
	F.T.	Ringbreite	H.T.	F.T.	Ringbreite	H.T.	F.T	Ringbreite	H T.	F.T.	Ringbreite	H.T.	F.T.	Ringbreite	H.T.	F.T.	Ringbreite	H.T.	F.T.	Ringbreite	H
1	0,028	2,00	0,018	0,040	1,10	0,018	0.037	0.70	0,017	0,043	2,80	0,021	0,040	1,60	0,021	0.038	1,20	0,022	—	—	
2	0,018	1,59	0,015	0,027	1,34	0,016	0,026	1,30	0,018	0,030	0,90	0,018	0,024	0,51	0,018	0,029	2,10	0,018	0,034	2,00	0,
3	0,018	1,02	0,016	0,029	2.20	0,018	0,030	1,10	0,017	0,032	0,50	0,017	0,027	0,25	0,016	0,030	0,92	0,016	0,031	1,00	0,
4	0,023	1,60	0,016	0,032	1,40	0,016	0,029	0,90	0,021	0,020	0,39	0,018	0,033	1,20	0,020	0,036	3,40	0,019	0,032	6,40	0,
5	0,019	1,10	0,016	0,027	2 50	0,016	0,033	1,10	0,019	0,030	1,40	0,019	0,035	2,90	0,020	0,038	3,40	0,019	0,037	4,10	0,
6	0,021	2,10	0,016	0,034	2,90	0,018	0,036	3,10	0,018	0,040	3,90	0,016	0,036	3,70	0,016	0,036	2.30	0,017	0,037	2,70	0,
7	0,019	1,10	0,027	0,030	3,00	0,016	0,034	2,80	0,020	0,036	2,20	0,018	0.036	1,90	0,021	0,034	2,00	0,021	0,039	2,00	0,
8	0,017	1,205	0,013	0,019	1,10	0,013	0,028	1,30	0,016	0,026	1,10	0,013	0,031	1,45	0,016	0,031	1,50	0,016	0,026	0,63	0,
9	0,016	0,55	0 013	0,021	1,40	0,016	0,025	0,93	0,014	0,028	2,29	0,016	0,024	2,60	0,016	0,032	3,50	0,015	0,033	1.20	0,
10	0,023	1,20	0,016	0,029	2,10	0,016	0,033	2,00	0,018	0,034	2,00	0,018	0,033	1,50	0,018	0,039	1,70	0,019	0,036	2,40	0,
11	0,017	0,67	0,014	0,015	0,16	0,013	0,024	1,16	0,016	0,025	1,10	0,016	0,037	2,00	0,017	0.037	1,60	0,016	0,037	3,00	0,
12	0,018	1,01	0,013	0,023	2,20	0,014	0,030	2,10	0,015	0,033	2.70	0,015	0,039	2,50	0,017	0,036	2,00	0,015	0,036	2,00	0,
13	0,019	0,53	0,010	0,023	1,24	0,015	0,027	1,00	0,016	0,037	0,91	0,016	0,034	2,45	0,016	0,037	5,00	0,018	0,040	3,00	0,
14	0,016	0,74	0,013	0 022	1,20	0,016	0,026	0,92	0,014	0,026	1,10	0,016	0,027	1,88	0,015	0,027	1,70	0,018	0,032	1,60	0,

37.			42.			47.			52.			57.			62.			67.			72.		
absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der			absolute Grösse der		
T.	Ring-breite	H.T.	F.T.	Ring-breite	H.T.	F.T.	Ring-breite	H.T.	F.T.	Ring-breite	H.T.	F.T.	Ring-breite	H.T.	F.T.	Ring-breite	H.T.	F.T.	Ring-breite	H.T.	F.T.	Ring-breite	H.T.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
036	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	1,70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,019	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
032	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	6,20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,017	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
044	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	4,50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,018	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
,036	—	—	0,040	—	—	0,041	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	3,00	—	—	2,10	—	—	1,60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,021	—	—	0,018	—	—	0,018	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
026	—	—	0,032	—	—	0,030	—	—	0,037	—	—	0,031	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	0,41	—	—	1,90	—	—	0,803	—	—	0,84	—	—	0,607	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,017	—	—	0,016	—	—	0,017	—	—	0,017	—	—	0,017	—	—	—	—	—	—	—	—	—
,034	—	—	0,032	—	—	0,034	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	1,50	—	—	1,90	—	—	1,46	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,016	—	—	0,016	—	—	0,018	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
,037	—	—	0,037	—	—	0,034	—	—	0,035	—	—	0,036	—	—	0,034	—	—	—	—	—	—	—	—
—	1,50	—	—	2.00	—	—	1,60	—	—	1,57	—	—	1,74	—	—	0,65	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,018	—	—	0,018	—	—	0,019	—	—	0,018	—	—	0,017	—	—	0,017	—	—	—	—	—	—
,030	—	—	0,036	—	—	0,033	—	—	0,027	—	—	0,035	—	—	0,031	—	—	—	—	—	—	—	—
—	1,40	—	—	1,50	—	—	1,00	—	—	0,78	—	—	1,90	—	—	1,11	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,016	—	—	0,015	—	—	0,016	—	—	0,015	—	—	0,016	—	—	0,018	—	—	—	—	—	—
,037	—	—	0,037	—	—	0,038	—	—	0,037	—	—	0,035	—	—	0,036	—	—	0,034	—	—	0,036	—	—
—	2,50	—	—	1,50	—	—	1,00	—	—	1,00	—	—	0,60	—	—	0,85	—	—	0,55	—	—	0,50	—
—	—	0,016	—	—	0,016	—	—	0,017	—	—	0,019	—	—	0,016	—	—	0,017	—	—	0,015	—	—	0,017
,037	—	—	0,037	—	—	0,040	—	—	0,036	—	—	0,037	—	—	0,037	—	—	—	—	—	—	—	—
—	3,10	—	—	1,60	—	—	2,06	—	—	1,02	—	—	0,66	—	—	0,45	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,017	—	—	0,017	—	—	0,017	—	—	0,019	—	—	0,018	—	—	0,017	—	—	—	—	—	—
,032	—	—	0,026	—	—	0,027	—	—	0,023	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	0,60	—	—	0,63	—	—	0,47	—	—	0,17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,015	—	—	0,014	—	—	0,016	—	—	0,015	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

bleiben, dass das Holzgewicht nicht für den Ring ermittelt wurde, in welchem die Tracheïdengrösse bestimmt worden ist, sondern aus je 10 Ringen.

Neuerdings kommt Mer[1] auf Grund seiner Untersuchungen zu ähnlichen Ergebnissen: „Die Grössenverhältnisse der Elemente sind im allgemeinen umso geringer, je schmäler die Ringe sind. Der Unterschied in diesen Grössenverhältnissen ist indessen weit entfernt, dem Unterschiede in der Breite der Ringe zu entsprechen, was beweist, dass Ringe von ungleicher Breite sich sehr viel mehr durch die Zahl der Elemente, als durch ihre Grössenverhältnisse unterscheiden. Nichtsdestoweniger ist dieser Unterschied, so gering er auch sein mag, vorhanden und übt einen gewissen Einfluss auf die Dichte des Holzes aus.“ [1] Demnach erkannte auch Mer in der Hauptsache eine Abhängigkeit der Streckung der Tracheïden von der Ringbreite an, wenngleich eine strenge Proportionalität zwischen beiden nicht vorhanden ist.

Immerhin haben die Untersuchungen von Hartig auch für die meinigen eine hohe Bedeutung, indem sie die Annahme rechtfertigen, dass das breitringigere Holz im allgemeinen auch das leichtere ist. Mir standen keine Qualitätsbestimmungen zur Verfügung; hingegen habe ich die Beziehung zwischen der Streckung der Tracheïden in radialer Richtung und der Ringbreite, resp. dem Flächeninhalte untersucht. In der vorstehenden Tabelle habe ich meine Messungen an den Exemplaren 1—14 zweckentsprechend zusammengestellt. Links in der ersten Kolumne stehen die Nummern der Bäume, rechts davon folgen 15 Kolumnen, welche mit den Nummern der Jahresringe überschrieben sind. Jede dieser Kolumnen zerfällt wiederum in drei Abteilungen. Links ist die durchschnittliche Grösse der Frühlings-, rechts die der Herbstholztracheïden, zwischen beiden die Ringbreite in Millimetern angegeben.

Die eingehende Durchsicht dieser Tabelle lässt erkennen, dass eine mathematisch genaue Proportion zwischen Ringbreite und Streckungsverhältnissen der Tracheïden für die Fichte nicht vorhanden ist, ebensowenig wie bei der Kiefer. Übrigens wurde schon von Wieler darauf hingewiesen, dass man eine so weitgehende

[1] Sur les causes de variation da la densité des bois. — Bull. d. l. Soc. bot. de France, XXXIX, 12 Fév. 1892, p. 102.

Proportionalität zwischen beiden Vorgängen nicht erwarten dürfte. Immerhin tritt die Proportionalität noch schärfer bei der Kiefer, als bei der Fichte hervor. Auf den ersten Blick scheint die Übereinstimmung so gering, dass man geneigt sein könnte, an einer Beziehung zwischen Ringbreite und Grösse des radialen Tracheïdendurchmessers für die Fichte zu zweifeln. Um nun zu zeigen, dass in der Tat die von mir in der vorstehenden Tabelle zusammengestellten Zahlen noch durchaus keinen endgültigen Einwurf gegen die Wieler'sche Auffassung, welche in seinen Untersuchungen über die Kiefer doch eine unzweifelhafte Stütze hat, enthält, so wird es sich empfehlen, sich etwas näher mit obigen Zahlen zu beschäftigen. Eine gründliche Prüfung der Zahlen wird erkennen lassen, in welchem Masse die vorausgesetzte Regel nicht zutrifft, und wird ferner vielleicht einen Wink geben, wie sich das von der Regel abweichende Verhalten erklären lässt.

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, dass eine direkte Proportionalität zwischen Ringbreite und den Streckungsverhältnissen der Tracheïden nicht vorhanden ist. Breite Ringe können in ihren Dimensionen nicht unerheblich schwanken, ohne dass sich das in der Tracheïdengrösse ausspricht. So haben wir z. B. Ringe von sehr verschiedener Breite und gleicher Tracheïdengrösse.

Beispielsweise hat der 27. Ring bei

Nummer des Baums	Ringbreite cm	Radialer Durchmesser der Tracheïden
1	1,2	0,038 mm
5	3,4	0,038 „
11	1,6	0,037 „
13	5,0	0,036 „

Nun könnte vielleicht der Einwand erhoben werden, dass, wenn die Streckungsverhältnisse der Tracheïden als eine Funktion des Gesamtdickenwachstums aufgefasst werden, die Ringbreite hier nicht der richtige Massstab zum Vergleich sei, indem die Energie des Wachstums selbst bei gleicher Ringbreite bei Individuen verschiedener Durchmesser sehr ungleich sein kann. Es müsste als richtiger Massstab der Flächeninhalt der betreffenden Ringe gelten. Vergleichen wir für den 27. Ring in den 4 aufgeführten Exemplaren die Flächeninhalte, so ergibt das folgende Grössen:

Baum Nr.	1	305 □mm	Flächeninhalt des Ringes
„ „	5	914	„ „ „ „
„ „	11	323	„ „ „ „
„ „	13	1366	„ „ „ „

Die paarweise mit einander zu vergleichenden Zahlen liefern genau dieselben Resultate, wie die Ringbreite. In Nr. 5 ist der Flächeninhalt 3 mal so gross als in Nr. 1, in Nr. 13 etwas über 4 mal so gross als in Nr. 11. Der Mangel an Proportionalität tritt also bei Berücksichtigung des Flächeninhaltes zum Teil noch schärfer hervor, als in der Ringbreite.

Eine Abhängigkeit der Streckungsverhältnisse von der Ringbreite macht sich nur fühlbar, wenn die letztere gering ist, wenn sie überhaupt unter eine gewisse Grösse herabsinkt. Im Folgenden mögen zum Beleg für diese Behauptung einige Beispiele aufgeführt werden.

Nummer der Bäume	Nummer der Ringe	Breite der Ringe	Tracheïden-grösse	zu erwartende Tracheïden-grösse
2	22	0,51 mm	0,024 mm	zwischen 0,03 u. 0,034
3	22	0,25 „	0,027 „	0,032
4	17	0,39 „	0,020 „	„ 0,029 u. 0,032
8	32	0,63 „	0,026 „	„ 0,031 u. 0,032
8	37	0,41 „	0,026 „	
10	62	0,65 „	0,034 „	0,039
11	7	0,16 „	0,015 „	„ 0,017 u. 0,024
14	42	0,63 „	0,026 „	0,032
14	47	0,47 „	0,027 „	0,032
14	52	0,17 „	0,023 „	0,032

Diese Tabelle wurde in der Weise auf Grund der früher erörterten Tatsachen aufgestellt, dass eine allmähliche Zunahme des Tracheïdendurchmessers mit zunehmendem Alter der Ringe bis zur Erreichung einer konstanten Grösse stattfindet. In der letzten Rubrik rechts steht die Zahl, welche bei normalem Verlaufe des Wachstums erwartet werden durfte. Die anderen Rubriken sind bereits aus den Überschriften leicht verständlich. Von links nach rechts folgen aufeinander: Nummer der Exemplare, Ringnummer, Ringbreite, Grösse der Frühlingsholztracheïden.

Das Ergebnis meiner Tabelle ändert sich nicht, wenn an Stelle

der Ringbreite der Flächeninhalt der betreffenden Ringe gesetzt wird. Mit der kleinen Ringbreite korrespondiert der kleine Flächeninhalt. Nach obiger Zusammenstellung scheint ja in der Tat in sehr schmalen Ringen die Streckung der Tracheïden in radialer Richtung gering zu bleiben. Eine absolute Grösse für die Ringbreite, resp. den Flächeninhalt, bei welchem sich das Auftreten kleiner Tracheïden bemerkbar macht, kann nicht angegeben werden. Ja im Gegenteil; mustert man die Tabellen auf Seite 20—23 sorgfältig durch, so findet man verhältnismässig kleine Ringe mit grossen Frühlingsholztracheïden, wie z. B. in Nr. 12 Ring 67—107. Freilich kommen auch hier Schwankungen in der Tracheïdengrösse vor, aber sie korrespondieren nicht mit der Grösse der Ringbreite.

Betrachtet man vorurteilsfrei diese Ergebnisse, so muss man anerkennen, dass sie streng genommen nicht zugunsten der Ansicht, dass eine Abhängigkeit der Streckungsverhältnisse von der Ringbreite vorhanden ist, sprechen.

Dennoch würde ich es für übereilt halten, aus den Ergebnissen meiner Untersuchungen zu schliessen, dass eine Beziehung zwischen der Ringbreite, d. h. dem Gesamtwachstum und den Streckungsverhältnissen der Tracheïden nicht vorhanden ist.

Bisher habe ich die Proportionalität zwischen den Streckungsverhältnissen der Tracheïden und der Ringbreite stets nur zwischen den ersten Frühlingsholztracheïden und der Ringbreite gesucht. Nun ist es aber sehr fraglich, ob sich die Ringbreite ausschliesslich in diesen ersten Elementen bemerkbar machen muss. Der Gedanke, welcher dieser ganzen Vorstellung zugrunde liegt, ist der, dass mit geringem Gesamtwachstum der Ring schmäler wird, und dass die veränderte Wachstumsenergie sich auch in der Verminderung der Streckung der Tracheïden fühlbar macht. Die Intensität des Gesamtwachstums soll demnach abhängen von den Vegetationsfaktoren, und in dem Masse, wie diese auf das Gesamtwachstum einwirken, müssten sie auch in den Streckungsverhältnissen zur Geltung kommen. Wie das Gesamtwachstum im Laufe einer Vegetationsperiode sich gestaltet, ist bis jetzt noch unbekannt. Die wenigen Untersuchungen, welche hierüber vorliegen, sind zur Begründung einer allgemeinen Regel oder Gesetzmässigkeit durchaus unzureichend. Es fehlt deshalb ganz und gar an einer sicheren Vorstellung, ob etwa das Dickenwachstum eine analoge Periode aufweist, wie das Längenwachstum.

Die Angaben von Mischke[1] für die Fichte zur Begründung einer derartigen Periodizität sind nicht ausreichend. Sollte sie existieren, so muss doch erwartet werden, dass sie in hohem Masse von den äusseren Einflüssen berührt und modifiziert wird. Es brauchen aber die Verhältnisse, welche eventuell dazu führen, dass nur ein schmaler Ring gebildet wird, noch durchaus nicht im Beginn der Holzbildung zur Geltung zu kommen. Es könnte sein, dass in einem breiten und einem relativ schmalen Ringe die ersten Frühlingsholztracheïden unter denselben Vegetationsbedingungen entstanden sind, und dass erst nach ihrer Bildung die Verhältnisse sich derartig verändert haben, dass das eine Exemplar ein ausgiebiges Dickenwachstum, das andere dagegen nur noch ein geringes aufweist. Wir können uns diese beiden Jahresringe so aus zwei Zonen zusammengesetzt denken, dass in dem einen Exemplar sich zwei Zonen mit kräftigem Wachstum verbinden, in dem anderen Exemplar sich an den Ring mit kräftigem Wachstum ein solcher mit mässigem Wachstum anschliesst. Wir würden also zwei Jahresringe erhalten, von denen der eine breit, der andere schmal ist, mit gleicher Tracheïdengrösse im Frühjahrsholz. So scheinen die Streckungsverhältnisse des radialen Tracheïdendurchmessers nicht mit der Jahresringbreite zu korrespondieren. In jeder einzelnen Zone hingegen würde die Streckung mit der Ausgiebigkeit des Wachstums korrespondieren.

Wären diese Erwägungen falsch, so müsste die Zahl der in einem Radius hinter einander liegenden Tracheïden in einer bestimmten Abhängigkeit von der Ringbreite stehen. Hätte z. B. ein Ring von 1 mm Breite 42 hinter einander liegende Tracheïden im Radius, so müsste ein Ring von 2 mm Breite 84 Tracheïden enthalten. Ein solches Verhalten würde auf das Deutlichste zeigen, dass eine Abhängigkeit der Zellstreckung von der Zellbildung nicht existiert. Wie es hiermit steht, ist bisher vollständig unbekannt. Um darüber eine Vorstellung zu gewinnen, habe ich in einem Exemplar von Tharand, das unter Druck gewachsen war und nicht unter den von mir bei dem Abschnitt „Material“ aufgeführten Tharander Exemplaren verzeichnet ist, in einer Reihe von Ringen

[1] Beobachtungen über das Dickenwachstum der Koniferen. Bot. Centralblatt 1890, 44. Bd., Nr. 5 und Nr. 6.

verschiedener Breite die Zahl der Tracheïden ermittelt, welche auf die Ringbreite entfallen, denn bei einer Abhängigkeit der Streckung von der Zellbildung muss die Zahl der Tracheïden im umgekehrten Verhältnis zur Ringbreite stehen.

In der folgenden Tabelle stehen in der ersten Spalte die Ringnummern, in der zweiten die Ringbreiten, in der dritten die Anzahl der Tracheïden, welche auf die Ringbreite entfallen. Um diese Werte miteinander vergleichen zu können, war es notwendig, sie alle auf die gleiche Ringbreite zu berechnen. In der vierten Spalte ist die Anzahl Tracheïden aufgeführt, welche auf eine Ringbreite von 1 mm entfallen würde. Daneben befindet sich in der letzten Spalte die durchschnittliche Grösse der Tracheïden in dem Jahresring, berechnet aus der Zahl der Tracheïden und der Ringbreite.

Nummer der Ringe	Breite der Ringe mm	Zahl der Tracheïden	Zahl der Tracheïden auf 1 mm	Durchschnittliche Grösse der Tracheïden mm
2	0,549	39	70	0,014
4	0,531	34	64	0,016
5	0,403	27	66	0,015
6	0,539	29	53	0,019
9	0,321	17	54	0,018
10	0,392	21	55	0,018
15	0,415	23	56	0,018
16	0,293	16	54	0,018
19	0,188	11	57	0,018
20	0,243	13	52	0,019
24	0,707	36	51	0,020
25	1,05	43	41	0,024

In dieser Tabelle erreicht die Ringbreite zum Teil recht geringe Werte, in Nr. 19 z. B. 0,188 mm, doch ist die Tracheïde hier durchaus noch nicht am kleinsten, vielmehr treffen wir kleinere Werte an im 2., 4. und 5. Ringe, trotzdem hier die Ringbreite doppelt bis dreifach so gross ist. Dies Resultat kann nicht überraschen, da wir oben gesehen hatten, dass mit zunehmendem Alter der Ringe die Tendenz zum Anwachsen des radialen Tracheïdendurchmessers vorhanden ist. Daraus lässt sich in befriedigender Weise der Unterschied in der Streckungsgrösse der Tracheïden in den Ringen 2, 4 und 5 einerseits und 19 andererseits erklären. Der verhältnis-

mässig hohe Wert von 0,020 und 0,024 mm im 24. und 25. Ring kommt auf Rechnung der grösseren Ringbreite und der allgemeinen Tendenz zur Grössenzunahme des Tracheïdendurchmessers. Unerklärt bleibt der Wert von 0,019 im 6. und 20. Ringe. Die Ringe 9, 10, 15, 16, 19 würden darauf hindeuten, dass bei schmalen Ringen der Wert des durchschnittlichen Tracheïdendurchmessers konstant bleibt, wenn diese Ringbreite innerhalb gewisser Grenzen schwankt — 0,188—0,415 mm — und die Zahl der Tracheïden auch in den einzelnen Ringen um geringe Werte schwanken kann.

Es scheint ferner daraus hervorzugehen, dass mit der Zunahme der Ringbreite die Tracheïdenzahl verhältnismässig gering wird, wie sich aus den Ringen 24 und 25 deutlich ergibt.

Wenn in meiner Zusammenstellung nicht die Ringe 6 und 20 mit dem Wert 0,019 und der Tracheïdenzahl 53 und 52 vorkämen, würde man unbedingt eine Bestätigung für die Anschauung herauslesen, dass die Streckung in Abhängigkeit von der Ringbreite steht.

Um die Widersprüche, welche zwischen diesen Zahlen und den Ergebnissen der Tabellen auf Seite 50 in diesem Abschnitt bestehen, zu heben, habe ich analoge Ermittlungen noch für einige Exemplare mehr ausgeführt, und zwar für Exemplare mit relativ breiten Ringen im Gegensatz zu dem schmalringigen Tharander Exemplar. Ich wählte dazu die Exemplare 2, 3 und 4.

Nummer der Ringe	Nr. 3				Nr. 2				Nr. 4			
	B.[1] mm	G.[2] mm	A.[3]	M.[4]	B. mm	G. mm	A.	M.	B. mm	G. mm	A.	M.
2	0,875	0,017	50	59	1,40	0,019	73	52	2,12	0,024	92	43
7	2,60	0,026	101	39	1,92	0,026	73	38	1,70	0,029	59	35
12	0,87	0,022	39	45	1,53	0,025	61	40	0,73	0,023	32	44
17	0,465	0,024	20	42	0,29	0,019	15	52	0,29	0,019	15	52
22	0,35	0,019	18	52	0,09	0,017	6	60	0,77	0,023	34	44
27	1,115	0,021	53	47	1,04	0,021	48	47	3,40	0,031	124	32
32	0,86	0,024	36	42	1,675	0,027	62	37	6,40	0,026	269	38

[1] B. = wirkliche Breite der Jahresringe.
[2] G. = durchschnittliche Grösse der Tracheïden.
[3] A. = Anzahl der Tracheïden.
[4] M. = Anzahl der Tracheïden, berechnet auf 1 mm.

Bei dieser Zusammenstellung ergibt sich für das Exemplar Nr. 3 die verhältnismässig geringste Zahl Tracheïden 39 im breitesten Ringe — 2,6 mm —, aber die Zahl nimmt mit abnehmender Ringbreite nicht konstant zu; 42 Tracheïden bei der Ringbreite 0,47 und 0,86 mm; 47 Tracheïden sind vorhanden im 27. Ringe, obgleich die Ringbreite 1,115 beträgt, also bedeutend grösser ist, als bei den vorhergehenden Ringen. Freilich ist das nicht die grösste Zahl, welche bei den Exemplaren überhaupt vorkommt, denn 59 finden wir im 2. Ringe. Doch macht sich hier ebenso, wie in den 45 Tracheïden im 12. Ringe mit 0,87 Ringbreite die ungleiche Grösse der Tracheïden in ungleich alten Ringen fühlbar.

Günstiger gestalten sich die Verhältnisse für Nr. 4. Die grösste Tracheïdenzahl ist im schmalsten Ringe 0,29 mm, eine etwas kleinere Zahl in den nächstgrösseren Ringen 0,73 und 0,77 mm vorhanden. Zu gross dagegen fällt aus den für Nr. 3 angegebenen Gründen die Zahl für den 2. Ring aus. Ebenso scheint die Zahl 38 im 32. Ring bei einer Ringbreite von 6,4 mm als zu gross, da bei 3,4 mm Breite nur 32 Tracheiden vorhanden sind. 1,70 mm mit 35, 3,4 mm mit 32 Tracheïden lassen eine befriedigende Korrespondenz erkennen.

Ebenso günstig liegen die Verhältnisse bei Nr. 2. Wenn wir vom 2. Ring absehen, so wird die Tracheïdenzahl mit zunehmender Ringbreite stetig kleiner.

Ringbreite	Tracheïdenzahl
0,09 mm	60
0,29 „	52
1,04 „	47
1,53 „	40
1,675 „	37
1,92 „	38

Im 32. Ring ist der Wert ein klein wenig zu niedrig.

Bisher habe ich ohne Rücksicht auf das Alter der Ringe die Breite und die Tracheïdengrösse mit einander verglichen. Vielleicht könnte man zu glauben geneigt sein, dass die Abweichungen von der vorausgesetzten Regel daher rühren, dass die Pflanze die Tendenz besitzt, mit zunehmendem Alter die Tracheïden zu vergrössern. Alsdann müsste allerdings die Zahl der auf einen Ring von gleicher Breite entfallenden Tracheïden je nach dem Alter der Ringe ungleich gross

sein. Vergleichen wir deshalb noch an meinen 3 Exemplaren die gleichzähligen Ringe, um zu sehen, ob alsdann noch die Proportionalität zwischen Ringbreite und Tracheïdenzahl in voller Schärfe hervortritt. Meine 3 Exemplare eignen sich hierzu besonders gut, da sie gleichaltrig sind, die Ringnummern sich also bei allen mit den gleichen Vegetationsperioden decken, Störungen infolge der etwaigen ungleichen Witterungsverhältnisse ausgeschlossen sind. Der bequemeren Übersicht wegen stelle ich die Ringbreite und die Zahl der auf eine Ringbreite von 1 mm berechneten Tracheïden noch einmal in etwas anderer Anordnung in folgender Tabelle zusammen.

Jahresringe	2.		7.		12.		17.		22.		27.		32.	
Nummer der Bäume	wirkliche Breite der Jahresringe mm	Anzahl der Tracheïden	wirkliche Breite der Jahresringe mm	Anzahl der Tracheïden	wirkliche Breite der Jahresringe mm	Anzahl der Tracheïden	wirkliche Breite der Jahresringe mm	Anzahl der Tracheïden	wirkliche Breite der Jahresringe mm	Anzahl der Tracheïden	wirkliche Breite der Jahresringe mm	Anzahl der Tracheïden	wirkliche Breite der Jahresringe mm	Anzahl der Tracheïden
2	1,40	52	1,92	38	1,53	40	0.29	52	0,09	60	1,04	47	1,675	37
3	0,875	59	2,60	39	0,87	45	0,465	42	0,35	52	1,115	47	0,862	42
4	2,12	43	1,70	35	0,73	44	0,29	52	0,77	44	3,82	32	7,01	38

Die Tabelle erstreckt sich über 7 Ringe. Vergleichen wir in jedem Ringe die 3 Exemplare mit einander, so ergibt sich für den 2., 12, 17., 22. und 27. Ring, dass mit zunehmender Ringbreite die Zahl der Tracheïden auf derselben Strecke verhältnismässig gering wird, wenn ich die Zahlen nach wachsender Ringbreite unter den einzelnen Ringen aufführe.

2. Ring	12. Ring	17. Ring	22. Ring	27. Ring
59	44	52	60	47
52	45	52	52	47
43	40	42	44	32

Die Zunahme von 44 auf 45 im 12. Ring darf als unwesentlich ausser Beachtung bleiben. Die Ringbreite beider ist nahezu gleich, 0,73 und 0,87 mm. Dagegen stimmen die Verhältnisse sehr schlecht für den 7. und 32. Ring.

7. Ring	32. Ring
35	42
38	37
39	38

Es scheint demnach, als wenn auch dann, wenn man die Zahl der Tracheïden auf der Ringbreite in Beziehung setzt zu dieser, auch keine direkte Proportionalität zwischen Zellvermehrung und Zellstreckung vorhanden ist. Bei gleicher Ringbreite wechselt die Zahl der Tracheïden beträchtlich. Es wäre aber voreilig, hieraus folgern zu wollen, dass eine derartige Proportionalität nicht vorhanden ist. Hält man sich an die oben entwickelte Anschauung, dass man sich den Ring aus verschiedenen Zonen ungleich intensiven Wachstums zusammengesetzt denken kann, so lässt sich dies scheinbar mit meiner Grundauffassung im Widerspruch stehende Resultat dennoch vielleicht erklären. Die Zahl der auf die Ringbreite entfallenden Tracheïden müsste in einer direkten Proportionalität zur Ringbreite stehen, wenn die Zonen ungleichen Wachstums sich an dem Aufbau der Ringe gleicher Breite stets in demselben Verhältnis beteiligten. Das braucht aber nicht der Fall zu sein. Setze ich voraus, dass eine strenge Proportionalität zwischen Zellvermehrung und Zellstreckung vorhanden ist, so muss ich eine ungleiche Zahl von Tracheïden bei gleicher Ringbreite erhalten, wenn die Zonen verschiedener Wachstumsintensität, welche den Jahresring aufbauen sollen, verschiedene Breite besitzen. Die Sache soll durch ein Beispiel erläutert werden.

In Nr. 3 entfallen im 7. Jahresringe auf die Breite des Ringes von 2,6 mm 101 Tracheïden. Daraus ergibt sich der durchschnittliche Wert der Tracheïde zu 0,026 mm. Nimmt man an, der Ring bestehe aus typischen Frühlings- und Herbstholzzellen, von der Grösse 0,029 und 0,018 mm (s. S. 20), so würde man im Ringe 74 Frühlingsholztracheïden und 27 Herbstholztracheïden haben. Dann ist die Breite der Frühlingsholzzone 2,15, die der Herbstholzzone 0,45 mm. Im Gegensatz zu diesem Fall soll nun angenommen werden, dass in einem anderen Ringe bei gleicher Breite die Zone intensiveren Wachstums schmäler ist — es wird in diesen Fällen intensives Wachstum mit Frühlingsholz-, weniger intensives Wachstum mit Herbstholzbildung gleich gesetzt — dort

sollen z. B. nur 60 Frühlingsholztracheïden gebildet werden. Die Zone geringeren Wachstums ist demnach grösser als vorher bei gleicher Ringbreite und gleicher Tracheïdengrösse. Die Zone des Frühlingsholzes ist 1,74, die des Herbstholzes 0,86 mm breit und enthält 48 Herbstholztracheïden. Berechnet man in beiden Fällen, ebenso wie ich das bisher in meinen Tabellen ausgeführt habe, die Zahl der Tracheïden, welche auf die Strecke von 1 mm entfallen würden, so erhält man 39 und 42 Tracheïden. Man erhält also geringe Differenzen, wie ich sie in meinen Tabellen in Ringen von annähernd der gleichen Breite öfters zu beobachten Gelegenheit hatte. Auf diese Weise liessen sich zwanglos unter Festhaltung des Prinzipes der Abhängigkeit der Streckung von der Zellvermehrung jene Fälle erklären, welche scheinbar Ausnahmen von meiner Regel sind. Die Vernachlässigung des Umstandes, dass die Herbstholzelemente allmählich kleiner werden, hat auf das Ergebnis dieser Erwägungen keinen Einfluss.

Verweile ich noch einen Augenblick bei meinem Beispiel und nehme ich an, es werden 60 Frühlingsholztracheïden gebildet, aber während der Zeit der Herbstholzbildung entstünden nur 27 Herbstholztracheïden, indem die Zone des ganzen Wachstums weniger lang andauert als in dem vorhergehenden Beispiel. Unter Zugrundelegung derselben Werte für Frühlings- und Herbstholztracheïden erhalte ich also einen schmäleren Ring, der 2,23 mm breit ist und 87 Tracheïden enthält; in diesem Ringe würden 39 Tracheïden auf einen Ring von der Breite eines Millimeters entfallen. Dieser Fall zeigt also deutlich, wie bei ungleicher Ringbreite dennoch die gleiche Anzahl von Tracheïden auf einen Ring von einem Millimeter Breite entfallen kann. In meinem Beispiel war der eine Ring 2,6, der andere 2,23 mm breit. In der Tabelle auf Seite 56 hat im 27. Ring das Exemplar Nr. 3 bei einer Ringbreite von 1,115 dieselbe Anzahl auf 1 mm, wie in Exemplar Nr. 2 der gleiche Ring bei einer Breite von 1,04 mm. Analoge Differenzen bei gleicher Tracheïdenzahl sehen wir auf S. 53 in der Tabelle für den 9. und 16. Ring eines Tharander Exemplares, wo die Ringbreiten 0,39 und 0,29 mm betragen. Derartige Differenzen finden in meinem zum Teil hypothetischen Beispiele eine befriedigende Erklärung, so dass die von mir gemachte Voraussetzung, es bestehe im Jahresring ein Wechsel von Zonen ungleichen Wachstums, in denen

Zellstreckung und Zellvermehrung gleichsinnig verlaufen, sehr wahrscheinlich mit den Tatsachen übereinstimmt.

Indem ich die Ursachen für diese Erscheinung vor der Hand ausser acht lasse und mich nur an Thatsachen halte, so kann ich doch schon aus denselben den Schluss ziehen, dass meine Ansicht von dem Wechsel von Zonen ungleichen Wachstums durchaus nicht unbegründet ist. Das Verhältnis zwischen Frühlingsholz und Herbstholz, wenn es aus der Tracheïdenzahl ermittelt wird, unterliegt bedeutenden Schwankungen. Auf Seite 66 werden einige nähere Angaben darüber folgen. Der Begriff Herbstholz bezieht sich in diesen Fällen immer auf die Streckungsverhältnisse. Auf 100 vorhandene Tracheïden entfallen 38, 33, 37, 38, 40, 53, 60 Herbstholztracheïden.

Es spricht ferner zu gunsten meiner Auffassung das Auftreten falscher Jahresringe, in denen auf die zweite Zone, die Zone des geringeren Wachstums, wieder eine Zone intensiven Wachstums folgt. Derartige falsche Ringe, oder ein Ansatz zu solchen, habe ich bei meinen Untersuchungen mehrfach beobachten können.

Ob meine Ansicht richtig ist, lässt sich weder aus meinem Material noch aus den in der Literatur vorhandenen Angaben entscheiden. Dazu sind besondere Untersuchungen erforderlich. Diese werden die Frage prinzipiell zu entscheiden haben, ob die Faktoren, welche auf eine Verminderung der Zahl der Zellen wirken, auch auf eine Verminderung der Zellstreckung in radialer Richtung Einfluss haben. Je nach dem Ergebnis dieser Untersuchungen wird die Frage nach der eventuellen Zusammensetzung der Jahresringe aus Zonen ungleichen Wachstums zu beantworten sein. Hierzu ist eine genaue Kenntnis des Verlaufes des Dickenwachstums während einer Vegetationsperiode notwendig. In dieser Hinsicht fehlt es ja bisher an ausreichendem Material, wenigstens für die Fichte, denn die Angaben von Mischke[1] tragen nicht die Gewähr in sich, dass die von ihm beobachtete Periodizität des Dickenwachstums in der Tat dem normalen Wachstumsverlauf entspricht, da er nicht ein genügend umfangreiches Material untersucht hat. Die Ergebnisse an einem Exemplare können nicht als beweisend betrachtet werden. Dazu kommt noch, dass es nicht ausgeschlossen erscheint, dass

[1] Beobachtungen über das Dickenwachstum der Koniferen. Botan. Centralblatt 1890, 44. Band, Nr. 5 u. 6.

dieselben durch die benutzte Methode nachteilig beeinflusst worden sind.

Fasse ich also die Ergebnisse meiner Untersuchung über den in diesem Abschnitt behandelten Gegenstand zusammen, so ergibt sich, dass in vielen Fällen eine Abhängigkeit der Streckung der Frühlingsholztracheïden in radialer Richtung von der Breite resp. dem Flächeninhalt des Ringes vorhanden ist, namentlich in extremen Fällen. Werden die Ringe sehr breit, pflegen die Frühlingsholztracheïden in der Regel stark, werden jene sehr schmal, in der Regel sehr wenig gestreckt zu sein. Eine genaue Proportionalität zwischen Ringbreite und Tracheïdendurchmesser existiert nicht. Die Abhängigkeit der Streckungsverhältnisse von der Zellbildung tritt deutlich hervor, wenn man die Anzahl Tracheïden, welche auf die Ringbreite entfällt, zur letzteren in Beziehung setzt. Vollkommen ist auch diese Abhängigkeit nicht, und das dürfte sich daraus erklären, dass nicht in einem Ringe die Wachstumsintensität während der ganzen Vegetationsperiode die nämliche ist. Es wechseln Zonen verschiedener Wachstumsintensität mit einander ab. Wenn nun auch in jeder dieser Zonen eine Beziehung zwischen Zellstreckung und Zellbildung vorhanden ist, so braucht doch in der Totalität eine einfache Beziehung zwischen den Streckungsverhältnissen der Tracheïden und der Ringbreite nicht vorhanden zu sein. Sie könnte im Gegenteil in aller Schärfe nur unter ganz bestimmten Bedingungen auftreten.

Einfluss des Standortes auf die Ausbildung des Holzes der Fichte.

Das Holz aus verschiedener Höhenlagen, aus Beständen verschiedener Beschaffenheit, von verschiedenem Boden ist von ungleicher Schwere. Es ist das durch experimentelle Untersuchungen festgestellt worden, nämlich aus der Ermittlung des spezifischen Gewichtes des Holzes. Namentlich R. Hartig hat uns in seinem „Holz der deutschen Nadelwaldbäume“[1] mit einer grossen Zahl einschlägiger Untersuchungen beschenkt. Während also diese Verschiedenheiten in der Qualität des Holzes Tatsachen sind, ist eine ebenso sichere Erklärung dafür bisher nicht gewonnen. Freilich

[1] Berlin, Julius Springer 1885, Kap. IX.

hat Hartig die Beobachtungen zu erklären versucht, aber diese Erklärungen stehen unter sich im Widerspruch und sind auch keine eigentlichen Erklärungen, sondern nur Umschreibungen des Beobachteten. Wieler[1] hat seine Theorie einer eingehenden Besprechung unterzogen, auf die ich hier verweisen möchte. Hartig gegenüber hat Wieler sich bemüht, die Qualitätsdifferenz des Fichtenholzes aus seinen am Kiefernholz gewonnenen allgemeinen Gesichtspunkten zu erklären. In sehr befriedigender Weise erklärt er die Beobachtungen aus der Abhängigkeit der Zellstreckung von der Ringbreite, resp. dem Flächeninhalt des Ringes. Er fügt hinzu, dass die Erscheinungen sich gut erklären liessen, dass es jedoch einer Prüfung an der Fichte selbst bedürfe, um zu entscheiden, ob diese Erklärungen richtig seien.

Der Wunsch, die Frage nach der Ursache der verschiedenen Qualität des Fichtenholzes mit in meine Untersuchung zu ziehen, hat mich bestimmt, bei der Wahl meines Materiales mir Bäume aus verschiedener Höhenlage, aus Beständen verschiedener Art und von verschiedenem Boden zu verschaffen. Über die Güte[2] des Fichtenholzes lässt sich im allgemeinen Folgendes sagen. Fichtenholz guter Qualität ist engringig. Engringig und infolgedessen von guter Qualität ist das Holz aus hoher Lage, aus dichtgeschlossenen Beständen und von unterdrückt gehaltenen Bäumen, vorausgesetzt, dass hier die Breite der Ringe nicht gar zu schmal wird. Bei breiten Ringen verschlechtert sich die Qualität. Angaben über den Einfluss der Bodenbeschaffenheit auf die Qualität des Fichtenholzes liegen nicht vor, ein solcher ist aber zu erwarten und wurde von R. Hartig für die Kiefer ermittelt. Sie beeinflusst aber die Qualität in anderem Sinne, als die Hochlage und die Bestandesbeschaffenheit.

Meine Untersuchung bleibt insofern mangelhaft, als ich nicht über Qualitätsbestimmungen an meinem Material verfüge. Ich kann deshalb nur feststellen, ob die Streckungsverhältnisse der Tracheïden und auch die Ringbreite bei Bäumen aus Verhältnissen, bei denen nur ein Faktor variiert wurde, während

---

[1] Über die Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Tharand. forstl. Jahrb. 1892. Bd. 42, S. 184 u. f.

[2] Güte und Qualität bezieht sich immer auf das Gewicht des Holzes.

die anderen gleich blieben, Differenzen in dem von Wieler oben angedeuteten Sinne zeigen, so dass man auf eine verschiedene Holzgüte der betreffenden Exemplare schliessen darf. Überdies ist es ja bekannt, wo man die gute und wo man die schlechte Qualität erwarten darf, so dass das einigermassen Ersatz bieten kann für die fehlenden Qualitätsbestimmungen meiner Bäume.

Zunächst will ich den Einfluss der Höhenlage auf die Streckungsverhältnisse der Tracheïden ins Auge fassen. Vergleichbar sind Fichten aus der Höhe von 300 m und 1200 bis 1300 m auf Gneisboden. Die Bäume aus der tieferen Lage sind jünger als die aus der höheren. Vergleichbar sind deshalb nur diejenigen Ringe, welche bei allen vorhanden sind.

In höheren Lagen soll das Holz engringiger sein. Bei gleichem Alter muss also ein Stamm aus 1200 bis 1300 m Höhe einen kleineren Durchmesser haben, als bei geringerer Höhenlage. Im 37. Jahre hatten die Exemplare aus der Lahrer Gegend und oben vom Feldberg folgenden Durchmesser.

Standort	Nummer der Bäume	Durchmesser ders. mm	Radius ders. mm
Lahr	2	98	58
„	3	81	43
„	4	189	102
„	5	145	84
„	6	242	115
Todtnau	8	81	49
„	9	82	49,5
Kirchzarten	10	79	7,4
„	11	101	59
„	12	166	86
„	13	125	82
„	14	93	48

Der Vergleich der Durchmesser ergibt, dass die Exemplare sehr ungleich gewachsen sind. Immerhin zeigen die Todtnauer sehr gute Übereinstimmung mit 81 und 82 mm. Aber sowohl die Lahrer wie die Kirchzartner Fichten zeigen sehr ungleichen Zuwachs. Im Durchschnitt sind jene 151, diese 113 mm dick. Hieraus kann man entnehmen, dass im allgemeinen die Mächtigkeit der Holz-

produktion in der Gegend von Lahr immerhin noch bedeutender ist, als oben auf dem Feldberg. Die individuellen Verschiedenheiten machen sich bei beiden Gruppen stark fühlbar; bei den Kirchzartner bedeutender als bei den Lahrer. Mit je einer Ausnahme bei den Lahrer und den Todtnauer Exemplaren ist sonst immer die breite Seite von mir gemessen worden. Im allgemeinen dürfte die Exzentrizität ohne Belang sein, da sie nicht bedeutend ist. Nur in einem Falle, in Nr. 10, erreicht sie höhere Werte.

Im Durchschnitt ist die Mächtigkeit der Holzbildung in der Hochlage, auf dem Feldberg gering. Es wäre also zu erwarten, dass im grossen und ganzen die Streckungsverhältnisse der Tracheïden demgemäss vermindert sind. Das tritt aber nur in vereinzelten Fällen ein. Macht sich die Hochlage in besonderer Weise in den Streckungsverhältnissen der Tracheïden fühlbar, so muss dieser Einfluss am deutlichsten hervortreten, wenn Exemplare gleicher Mächtigkeit aus verschiedener Höhe verglichen werden. Vergleiche ich z. B. die Todtnauer Exemplare mit den annähernd gleich dicken Exemplaren Nr. 2 und Nr. 3 aus Lahr, so ergibt sich folgendes für die Frühlingsholztracheïden:

Nummer des Ringes	Nr. 8	Nr. 9	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 10	Nr. 14
	mm	mm	mm	mm	mm	mm
2	0,017	0,016	0,018	0,018	0,023	0,016
7	0,019	0,021	0,027	0,029	0,029	0,022
12	0,028	0,025	0,026	0,030	0,033	0,026
17	0,026	0,028	0,030	0,032	0,034	0,026
22	0,031	0,024	0,024	0,027	0,033	0,027
27	0,031	0,032	0,029	0,030	0,039	0,027
32	0,026	0,033	0,034	0,031	0,036	0,032
37	0,026	0,034	0,036	—	0,037	0,032
Mittel	0,026	0,027	0,028	0,028	0,033	0,026

Ein scharfer Gegensatz zwischen den Exemplaren aus der Lahrer Gegend und von dem Feldberg ist demnach nicht vorhanden. Bei den Todtnauer Exemplaren scheinen die Tracheïden unbedeutend weniger gestreckt zu sein, als bei den Exemplaren von Lahr.

Auch die Kirchzartner Exemplare von geringem Durchmesser, wie Nr. 10 und Nr. 14, weichen wenig von den Lahrer Exemplaren ab.

Bei den dickeren Exemplaren sind im allgemeinen die Tra-

cheïden grösser, sowohl bei den Lahrer, als den Kirschzartner Exemplaren, z. B.:

Nummer der Ringe	Nr. 4	Nr. 5	Nr. 12	Nr. 13
2	0,023	0,019	0,018	0,019
7	0,032	0,027	0,023	0,023
12	0,029	0,033	0,030	0,027
17	0,020	0,030	0.033	0,037
22	0,033	0,035	0,039	0,034
27	0,036	0,038	0,036	0,037
32	0,032	0,037	0,036	0,040
37	0,032	—	0,037	0,037

Auch hier ist ein markanter Unterschied zwischen den Exemplaren aus tieferer und höherer Lage nicht vorhanden. Die Unterschiede, die sich bei den einzelnen Exemplaren fühlbar machen, scheinen weniger von dem Einfluss, welchen die Höhenlage als solche ausübt, als vielmehr, wie ein Blick auf die Seiten 20 – 23 lehrt, mit der Breite der Ringe, also mit dem mehr oder weniger ausgiebigen Wachstum, zusammenzuhängen. Die individuelle Verschiedenheit übertrifft also die Verschiedenheit in den Streckungsverhältnissen der Tracheïden von verschiedenen Standorten erheblich. Das tritt besonders hervor, wenn man sich in folgender Weise vergleichbare Zahlen verschafft. Man addiert in allen 14 Exemplaren bis zum 37. Ringe die Tracheïdengrössen, so dass man die durchschnittliche Tracheïdengrösse der einzelnen Individuen erhält:

Fichten aus:					
Lahr		Todtnau		Kirchzarten	
Nr. 1	0,038	Nr. 8	0,026	Nr. 10	0,033
„ 2	0,028	„ 9	0,026	„ 11	0,028
„ 3	0,028			„ 12	0,032
„ 4	0,030			„ 13	0,031
„ 5	0,031			„ 14	0,026
„ 6	0,033				
Mittel:	0,031	Mittel:	0,026	Mittel:	0,030

Demnach wären die Tracheïden bei den Todtnauer Exemplaren am wenigsten, bei den Lahrer am meisten gestreckt, doch ist die

Differenz zwischen diesen und den Kirchzartnern verschwindend: 0,031 : 0,030. Diese Differenz aber kommt gar nicht in Betracht gegenüber den individuellen Differenzen. So schwankt die Tracheïdengrösse z. B. bei den Kirchzartner Exemplaren zwischen 0,026 und 0,033 mm.

Unter diesen Umständen darf man den Zweifel wohl äussern, ob nämlich die Qualität des Holzes von Kirchzarten wirklich besser ist, als die von Lahr. Sollte es der Fall sein, so wäre das nur möglich durch eine stärkere Wandverdickung bei den Exemplaren vom Feldberg. Jedenfalls zeigen meine Untersuchungen, dass, wenn überhaupt ein Unterschied in der Ausbildung des Fichtenholzes auf dem Feldberg und den Bergen bei Lahr vorhanden ist, dieser als sehr wenig ins Auge springend bezeichnet werden muss. Die Höhenlage scheint demnach überhaupt ohne erheblichen Einfluss auf die Fichte zu sein. Ob man etwa andere Resultate aus der Untersuchung von Exemplaren aus den höchstgelegensten Wäldern der Alpen erhalten würde, erscheint mir sehr fraglich.

Warum die Exemplare aus Kirchzarten bedeutender in die Dicke gewachsen sind, als die von Todtnau, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Vielleicht hat bei der Auswahl der Exemplare ein reiner Zufall mitgespielt. Möglich wäre allerdings, dass der Standort Einfluss gehabt hat. Die Exemplare von Todtnau standen an der Nordseite, die aus Kirchzarten wahrscheinlich auf der Südseite des Feldberges.

Nach einer anderen Seite hin lassen sich die Ergebnisse meiner Vergleichung, dass eigentlich in den Streckungsverhältnissen der Tracheïden durch die Höhenlage kein merklicher Einfluss ausgeübt wird, verwenden. Wieler ist schon der Ansicht R. Hartigs entgegengetreten, dass wegen der kurzen Vegetationsperiode in der Hochlage das Frühlingsholz ausfalle oder sehr reduziert werde. Meine Resultate sprechen nicht zugunsten der Hartig'schen Auffassung. Noch deutlicher tritt das hervor, wenn das quantitative Verhältnis des Frühlings- zum Herbstholzes ins Auge gefasst wird. Wenn wirklich bei den schmalen Ringen der Hochlage das Frühjahrsholz verhältnismässig vermindert, das Herbstholz dagegen relativ vermehrt würde, so müsste doch die Breite der Herbstholzregion verhältnismässig bedeutender sein als in anderen Exemplaren. Das trifft aber nicht zu, wenigstens nicht für alle Fälle. Z. B. habe ich in No. 12 die Zahl der Frühlings- und Herbstholzelemente für die Ringe 72, 82, 92, 97, 102 und 107 ermittelt und folgende Verhältnisse gefunden:

Nummer des Ringes	Anzahl der Frühlingsholz-tracheïden	Anzahl der Herbstholz-tracheïden	Anzahl der Herbstholz-tracheïden berechnet auf 100 Trach. überhaupt
72	8	5	38
82	12	7	37
92	5	3	37,5
97	8	4	33
102	6	4	40
107	3	2	40

Werden in jedem Ringe die Frühlings- und Herbstholztracheïden addiert und aus diesen Zahlen berechnet, wieviel Herbstholztracheïden unter 100 Tracheïden vorhanden sind, so erhält man die Zahlen, welche in der letzten Spalte der obigen Tabelle enthalten sind. Diese Verhältniszahlen schwanken unbedeutend, nämlich zwischen 33 und 40.

In einem von R. Hartig[1] abgebildeten, jedenfalls also normalen Ringe von mittlerer Breite habe ich das Verhältnis von Frühlings- zu Herbstholztracheïden ermittet. Im Durchschnitt sind vorhanden: 31 Frühlingsholztracheïden und 19 Herbstholztracheïden, das macht 38 Herbstholztracheïden auf 100 Tracheïden. Das Verhältnis zwischen Frühlings- und Herbstholztracheïden gestaltet sich also hier keineswegs ungünstiger für die Herbstholztracheïden. Allerdings ist es nicht notwendig, dass das überall so ist, und Hartig bildet in der Tat zwei schmale Ringe ab, in welchen der Anteil des Herbstholzes am Jahresringe bedeutender ist.

Frühlingsholztracheïden	Herbstholztracheïden	%
4	6	60
8	9	53

Diese, wenn auch wenigen Zahlenangaben weisen daraufhin, dass das Verhältnis von Frühlings- und Herbstholz ein sehr variables ist, sie reichen durchaus nicht hin, auch nur Andeutungen zu geben, wovon dies Verhältnis abhängig ist. Es muss den Gegenstand einer besonderen Untersuchung bilden; das Problem weiter zu verfolgen, lag nicht in meiner Absicht.

Auch Mer teilt in dieser Beziehung Hartigs Ansicht nicht. Nach ihm soll das Verhältnis zwischen Frühlings- und Herbstholz sehr konstant sein und etwaige Schwankungen mit der wechselnden

[1] Das Holz der deutschen Nadelwaldbäume. Berin, J. Springer, 1885.

Ringbreite zusammenhängen. „In den allerbest ernährten Teilen beginnt die Tätigkeit des Kambiums am frühesten, setzt sich mit der grössten Lebhaftigkeit fort und dauert am längsten. Auf eine entwickelte Frühlingszone folgt eine breite Sommerzone. Daher ist das Verhältnis zwischen den beiden Zonen bemerkenswert konstant, doch ist die Frühlingszone in den sehr breiten Ringen der Koniferen und den sehr schmalen der Eichen verhältnismässig ein wenig stärker entwickelt.“ [1]

Nicht ohne Belang dürfte es übrigens sein, darauf hinzuweisen, dass das Lahrer Material und auch das vom Feldberg nicht vollkommen vergleichbar ist. Die Bodenart ist zwar im wesentlichen die nämliche an beiden Stellen, dahingegen sind die Exemplare aus der Lahrer Gegend nach Angabe der Forstleute im Lichtschlag gewachsen, während die Exemplare aus Todtnau — vermutlich gilt dasselbe auch für die Kirchzartner Exemplare — auf Felsblöcken standen. Möglicherweise können hierdurch derartig günstige Faktoren für die Exemplare in der Hochlage geboten sein, dass der geringe Unterschied in der Streckung der Tracheïden aus den verschiedenen Höhen erklärbar wird.

Über die Einwirkung der verschiedenen Erziehungsart auf die Ausbildung der Jahresringe gaben meine Exemplare keinen Aufschluss. Das Exemplar 7 ist allerdings im Dunkelschlag erwachsen, während No. 1 bis 6 im Lichtschlag erzogen wurden, aber ein Vergleich derselben ist aus dem Grunde nicht zulässig, weil die Bodenart eine ungleiche war. No. 7 stand auf buntem Sandstein, die übrigen Exemplare auf Gneis.

Eher schon liessen sich die Exemplare verwenden, um einen etwaigen Einfluss des Bodens festzustellen. Wenn man bedenkt, dass dies Exemplar im Dunkelschlag, also unter ungünstigen Verhältnissen für ein ausgiebiges Dickenwachstum, dennoch in den ersten 37 Jahren sehr energisch in die Dicke gewachsen ist, mehr als im Durchschnitt die Exemplare No. 2 bis 6 und fast soviel wie No. 6, nämlich 195 mm, so darf man vielleicht den begünstigenden Faktor in der Bodenbeschaffenheit suchen, welche den anderen ungünstigen Verhältnissen entgegengewirkt hat. Dementsprechend ist bei No. 7 im allgemeinen auch die Streckung des radialen Durchmessers bedeutender als bei den Exemplaren No. 2, 3, 4, 5, während sie etwa mit denen von No. 6 übereinstimmt.

---

[1] Bull. d. l. Soc. bot. de France XXXIX, pag. 102.

Entscheidend natürlich können diese Beobachtungen an meinen Exemplaren nicht sein. Dazu wäre es nötig, die Frage an umfangreichem Material, das in derselben Weise erzogen worden ist, zu prüfen.

Um zu wissen, welchen Einfluss es auf die Streckungsverhältnisse der Frühlingsholztracheïden ausübt, wenn die Stämme unter Druck stehen, habe ich die Tharander Exemplare in meine Untersuchung hineingezogen. Bei denselben habe ich mich aber darauf beschränkt, nur besonders charakteristische Ringe zu messen, also besonders schmale und einzelne breite aus Zeiten günstigerer Stellung. In diesen schmalen Ringen ist die Streckung der Tracheïden allerdings bedeutend vermindert, wenn sich No. 15 und 16 auch verschieden verhalten:

Nr. 15			Nr. 16		
Nummer des Ringes	Ringbreite mm	Frühlingsh.-Tracheiden mm	Nummer des Ringes	Ringbreite mm	Frühlingsh.-Tracheïden mm
5	1,03	0,022	2	1,19	0,019
8	0,23	0,017	3	1,62	0,020
11	0,20	0,019	4	2,14	0,027
13	0,31	0,020	32	0,09	0,019
15	0,72	0,025	31	0,08	0,023
25	2,21	0,031	45	0,11	0,024

In den schmalen Ringen ist die Streckung der Tracheïden gering und nimmt sofort zu mit dem Anwachsen der Ringbreite, wie in No. 15 Ring 5 und 25, sowie in No. 16 Ring 4 zeigen. Es bestätigt diese Beobachtung die früheren, dass bei sehr schmalen Ringen eine Abhängigkeit der radialen Streckung der Tracheïden von der Ringbreite vorhanden ist. Sobald die Pflanze aus dem Druck heraustritt, also ein energischeres Wachstum und damit das Auftreten eines breiteren Jahresringes statthat, findet eine bedeutendere Streckung der Tracheïden in radialer Richtung statt. Wenn dennoch die Frühlingsholztracheïden nicht so klein sind, wie man erwarten sollte, so dürfte das vielleicht daher rühren, dass diese Bäume eher ergrünen, als die dominierenden Stämme[1] und dadurch längere Zeit zur Assimilation haben, als man für gewöhnlich anzunehmen geneigt ist. Durch die bedeutend verminderte Streckung steigt natürlich das Gewicht, und dies wächst noch da-

[1] Zur Frage der Jahresringbildung. Forstwiss. Centralbl. 1892.

durch bedeutend, dass der Anteil des dickwandigen Herbstholzes an den Ringen nicht unbedeutend ist. Im Ringe 31 und 45 der No. 16 wurde das Verhältnis des Frühlingsholzes zum Herbstholz ermittelt. Das Frühlingsholz verhält sich zum Herbstholz im ersteren Falle wie 50:50, im zweiten wie 50:46.

Ähnliche Beobachtungen über die verminderte Streckung der Frühlingsholztracheïden bei unter Druck gewachsenen Koniferen sind auch von Mer gemacht worden: „Wenig kräftige Koniferen, und besonders die unter dem Schutz anderer Bäume stehenden Tannen, bilden im Frühjahr Tracheïden von sehr kleinen Dimensionen, von quadratischem oder abgeplattetem Querschnitt, weisen also die Charaktere von solchen Tracheïden auf, wie sie normaler Weise am Ende des Sommers auftreten.“[1]

Meine Beobachtungen an den unterdrückten Exemplaren stehen in gutem Einklange mit den Angaben von R. Hartig[2] über die 6 Klassenstämme eines gleichaltrigen Waldbestandes. Je unbedeutender das Gesamtwachstum, je geringer die Ringbreite ist, um so höher ist das Gewicht des Holzes und um so geringer die radiale Streckung der Frühlingsholztracheïden.

Meine Untersuchungen über die Fichte lehren, dass auch bei dieser Pflanze die von Wieler an anderen Gewächsen gemachte Beobachtung zutrifft, dass die Zellvermehrung und Zellstreckung im Kambium in enger Beziehung zu einander stehen. Das spricht sich darin aus, dass mit zunehmender Ringbreite, resp. zunehmendem Flächeninhalt, also mit ausgiebigerem Wachstum der Pflanzen überhaupt die Streckung der Frühlingsholztracheïden und vielfach auch der Herbstholztracheïden bedeutender wird. Hierbei handelt es sich allerdings nicht um eine mathematisch genau fassbare Proportionalität, das kann man überhaupt bei lebenden Gebilden nicht erwarten, doch kommt die Abhängigkeit besonders deutlich in extremen Fällen zum Ausdruck. Wenn der Ring recht breit ist, ist die radiale Streckung der Tracheïden beträchtlich, ist er sehr schmal, ist sie unbedeutend. Am wenigsten deutlich tritt die Abhängigkeit in denjenigen Fällen hervor, wo die Breite der Ringe, resp. deren Flächeninhalt nur unbedeutend schwankt. Übrigens braucht die Wachstumsenergie nicht während der ganzen

[1] l. c. S. 99.

[2] Forstl. naturwiss. Zeitschrift 1892, Heft 6 (Juni).

Vegetationsperiode gleich gross zu sein, und dass sie es in der Tat nicht ist, beweist das Auftreten falscher Jahresringe, woraus sich erklären würde, dass Ringe verschiedener Breite Frühlingsholztracheïden von gleicher radialer Streckung aufweisen. Also auch in den Fällen, wo zwischen der Ringbreite und der Streckung der Frühlingsholztracheïden keine Abhängigkeit vorhanden zu sein scheint, dürfte doch in den einzelnen Abschnitten der Vegetationsperiode Proportionalität zwischen Zellvermehrung und Zellstreckung bestehen.

Die Abhängigkeit der Streckung der Tracheïden von dem Gesamtwachstum ist so bedeutend, dass andere, durch verschiedene Ursachen herbeigeführte Differenzen dadurch vollständig verdeckt werden. So konnte ich z. B. keinen wesentlichen Unterschied in den Streckungsverhältnissen erkennen, als ich Exemplare aus der Höhe von etwa 300 m mit solchen aus der Höhe von etwa 1300 m verglich, dem höchsten Vorkommen der Fichte im Schwarzwalde. Dagegen sind die Unterschiede zwischen einzelnen Exemplaren von demselben Standorte weit bedeutender, und zwar gilt das sowohl von der geringeren, wie auch von der grösseren Höhenlage. Demnach hat also das Klima keinen wesentlichen Einfluss auf das Wachstum der Fichte, diese scheint in weiten Grenzen von demselben unabhängig zu sein. Ob bei Fichten aus noch grösserer Höhe ein anderes Verhalten zu Tage tritt, entzieht sich meiner Beurteilung, da es an entsprechenden Angaben fehlt, um sich darüber ein Urteil zu bilden. Ebenso wünschenswert wie die Untersuchung solcher Exemplare ist die der uralten Fichten aus Norwegen[1], deren Holz sich durch Engringigkeit und grosse Leichtigkeit auszeichnen soll.

Die Proportionalität zwischen Gesamtwachstum und Streckung der Tracheïden wird neuerdings auch von R. Hartig[2] infolge seiner Untersuchung an 6 Klassenstämmen aus demselben Bestande zugegeben. Während er früher auf das Verhältnis zwischen Frühlings- und Herbstholz das Gewicht legte, muss er nun gestehen, dass einen bedeutenderen Einfluss die Streckungsverhältnisse der Tracheïden ausüben, unter Anerkennung des von Wieler hervorgehobenen Momentes, dass die Dickwandigkeit der Frühjahrstracheïden grossen Verschiedenheiten unterliegt. Dies Zugeständnis schliesst im Grunde genommen eine Anerkennung der Richtigkeit der Wieler'schen Auffassung ein.

[1] Zur Frage der Jahresringbildung. Forstwiss. Centralbl. 1892, S. 278.
[2] l. c.

Nach Wieler besteht zwischen Frühlingsholz- und Herbstholztracheïden kein prinzipieller Unterschied; die ungleichen Streckungsverhältnisse sind auf ungleiche Ernährungsverhältnisse zurückzuführen. Da sich diese im Laufe der Vegetationsperiode ungünstig gestalten, wird allmählich die Streckung geringer. Frühlings- und Herbstholz sind in den Ringen meistens nicht scharf abgegrenzt, sondern ersteres geht in letzteres allmählich über. Je üppiger das ganze Wachstum der Pflanze, je günstiger die Ernährung des Kambiums, um so bedeutender ist die Streckung der Tracheïden. Nur hieraus ist die Abhängigkeit der Tracheïdenstreckung in radialer Richtung von der Ringbreite, resp. dem Flächeninhalte des Ringes verständlich. Nach Hartigs Theorie ist die von ihm neuerdings selbst beobachtete Erscheinung unerklärlich. Nach seiner früher entwickelten Theorie kann je nach der Mächtigkeit der Laubentfaltung die Frühjahrszone des Holzes beträchtlichen Schwankungen unterliegen. Aber diese Ansicht vermag nie zu erklären, warum mit der Mächtigkeit dieser Schicht auch die Streckungsverhältnisse der Tracheïden schwanken. Die Tatsachen zwingen Hartig dazu, die Zugeständnisse in Bezug auf die Frühlingsholztracheïden zu machen. Für die Herbstholztracheïden scheint er es nicht zuzugeben, trotzdem geht aus meinen Zahlen hervor, dass es sich hier ebenso verhält. Das Gleiche konnte Wieler für die Herbstholztracheïden der Kiefer zeigen. Jedenfalls widerspricht die folgende Behauptung den Tatsachen: „Die Gestalt [der Breitfaser][1] ist von der Ernährung unabhängig und die Entwicklung einer Breitfaserschicht bildet eine von äusseren Verhältnissen unabhängige angeborene Eigentümlichkeit im anatomischen Bau der Nadelhölzer.“ Das Unrichtige dieser Behauptung ergibt sich daraus, dass die radiale Streckung der Herbstholztracheïden sehr ungleich ist. Wie wenig fassbare Momente zur Charakterisierung des Herbstholzes als ein besonderes Gewebe vorhanden sind, ergibt sich aus folgender Bemerkung Hartigs: „Eine scharfe Grenze zwischen den drei[3]

[1] Breitfasser = Herbstholztracheïde.

[2] Hartig, l. c. S. 227.

[3] Hartig nimmt im Holze der Koniferen drei Zonen an: Frühjahrsholz, Sommerholz, Herbstholz. Die Dreiteilung wird von Wieler verworfen. Auch meine Untersuchungen an der Fichte haben mich von der Notwendigkeit der Dreiteilung nicht überzeugen können. Näheres siehe Hartig: Die Verschiedenheit in der Qualität des Fichtenholzes. Forstl. naturwiss. Zeitschrift 1892, Heft 6, S. 227.

genannten Schichten besteht nicht, sodass es nicht möglich ist, mit annähernder Genauigkeit die Breite jeder Schicht zu messen." Man dürfte erwarten, dass diejenigen, welche die Breitfaser als prinzipiell verschieden von der Rundfaser und als vererbte Eigentümlichkeit der Nadelhölzer ansehen, auch imstande wären, ein morphologisches Merkmal anzugeben, wodurch sie sich von der „Rundfaser" unterscheidet. Die starke Wandverdickung als charakteristische Eigentümlichkeit der „Breitfaser" wird neuerdings auch von Hartig fallen gelassen, denn sie kann sogar fehlen, kommt dem Sommerholz zu und findet sich auch nicht selten im Frühjahrsholz. Bis ausreichende Merkmale zur Unterscheidung von Rund- und Breitfaser beigebracht sind, wird man wohl an der Wieler'schen Ansicht festhalten dürfen, dass zwischen Frühlings- und Herbstholz in bezug auf die Streckungsverhältnisse nur quantitative, aber keine qualitativen Differenzen bestehen.

Die vorstehende Arbeit ist Ende des Jahres 1893 abgeschlossen worden; durch äussere Umstände hat sich ihre Veröffentlichung bis jetzt verzögert. Sie verdankt einer Anregung des Herrn Professor Dr. A. Wieler in Aachen aus der Zeit, wo er an der Technischen Hochschule in Karlsruhe Privatdozent für Botanik war, ihre Entstehung. Für die gütige Anregung und Anleitung, welche mir Herr Professor Wieler zuteil werden liess, sowie für die Anteilnahme, welche derselbe dauernd für meine Untersuchung bewiesen hat, fühle ich mich ihm zu wärmstem Danke verpflichtet.

Ferner danke ich allen denjenigen Herren, welche auf die verschiedenste Weise meine Arbeit gefördert haben. Mein Dank gilt da zunächst dem inzwischen verstorbenen Gr. Bad. Oberförster K. Steiglehner, weiland in Lahr, durch dessen freundliche Bemühungen ich das Material aus der Lahrer Gegend für meine Untersuchungen erhalten habe, während ich das übrige Material von Herrn Professor Wieler empfing. Nicht minder gilt mein Dank Herrn Professor Dr. Ch. Schultheiss, Dozent der Meteorologie zu Karlsruhe, welcher mich mit meteorologischen Notizen versehen hat, die ich zur Erklärung verschiedener Beobachtungen an meinem Materiale zu verwenden beabsichtigte, was sich aber durch den weiteren Gang der Untersuchung als unausführbar erwies.

Parasitische Flechten auf Endocarpon miniatum (L.) Ach.

Von

Wilh. Hofmann.

Einleitung.

Während des Wintersemesters 1903/04 habe ich mich am Botanischen Institut der Kgl. Techn. Hochschule in Stuttgart unter Leitung des Herrn Professor Dr. Fünfstück mit Flechtenstudien befasst.

Beim Einsammeln von frischem Untersuchungsmaterial sind mir auf Endocarpon miniatum einige parasitisch lebende Lichenen aufgefallen. Da in neuster Zeit die Flechtenforschung das Augenmerk auch auf die Beziehungen der Flechten zu ihrem Substrat mit Recht mehr als bisher lenkte, wie namentlich die Arbeiten von Fünfstück, Bitter, Lang, Friedrich, Stahlecker u. a. zeigen, so lag es nahe auch diesen abnormen Fall, bei dem eine Flechte als Substrat für eine andere dient, eingehend zu untersuchen.

Ich bin dabei zu Resultaten gelangt, welche die Ergebnisse der oben angeführten Autoren bestätigen, d. h. zeigen, dass die Flechten in ganz bestimmter Abhängigkeit von ihrem Substrat stehen. Mit der Verschiedenheit in der Beschaffenheit des Substrats lässt sich eine Verschiedenheit sowohl im Habitus als auch im anatomischen Aufbau der auf dem jeweiligen Substrat gewachsenen Flechte nachweisen.

Auf Endocarpon miniatum sind bis jetzt noch keine Flechten als Schmarotzer ausführlicher beschrieben worden und deshalb möchte ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen hier mitzuteilen.

Für die liebenswürdige Unterstützung und Beratung, die mir bei meiner Arbeit von seiten meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. Fünfstück, zu teil wurde, möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen.

Endocarpon miniatum kommt in der Umgebung Stuttgarts ziemlich häufig vor. An verschiedenen Orten habe ich die Flechte an den Mauern der Weinberge in zahlreichen Exemplaren gefunden. Doch ist mir aufgefallen, dass Endocarpon in Bezug auf den Standort sehr wählerisch ist.

Überall konnte ich in der Umgebung Stuttgarts, wo ich Endocarpon antraf, auch die zu besprechenden parasitischen Lichenen in vielen Exemplaren finden, vorausgesetzt, dass die Flechte auch auf anorganischem Substrat in der Nähe von Endocarpon zu finden war. Manchmal habe ich zwei Schmarotzer auf einem Thallus nebeneinander bemerkt. Es sind also diese parasitischen Flechten keineswegs als besonders selten zu betrachten. Wie es sich an anderen Orten verhält, konnte leider nicht festgestellt werden.

Nur an einem Standort bei Untertürkheim konnte ich auf unserer Lichene keine Flechten als Parasiten nachweisen.

Es handelt sich bei unseren Ausführungen um drei Lichenen, die schmarotzend auf Endocarpon miniatum leben:

Lecanora dispersa (Pers.) Flk.
Parmeliopsis hyperopta Ach.
Lecanora spec.

I. Lecanora dispersa (Pers.) Flk.

Diese Flechte ist bei uns sehr häufig zu finden. Sie zeichnet sich durch ihre weissberandeten Apothecien mit blassbrauner Scheibe aus, deren Farbe beim Befeuchten in blasses Grün übergeht; dieselben sind nicht eng aneinander gedrängt, sondern auf der ganzen Besiedlungstelle zerstreut. Der Thallus ist bräunlich-schwärzlich, fast fehlend. Die Gonidien sind gelbgrün, rundlich, mit einem Durchmesser bis 12 μ. Die Sporen sind elliptisch $\frac{10-12}{5-6}$ μ; 8 in asco.

Da Lecanora dispersa auf Endocarpon reichlich fruchtet, so ist mir diese Lichene zuerst auf demselben aufgefallen. Ich habe dann alle Endocarponthalli schärfer ins Auge gefasst und es gelang mir so, noch zwei andere auf Endocarpon parasitierende Flechten zu ermitteln.

Vom Thallus der Lecanora ist auf den Thallusteilen des Wirts makroskopisch kaum etwas wahrzunehmen; an alten Exemplaren glaubte ich indessen, eine Wucherung mit blossem Auge feststellen zu können. Überhaupt ist hervorzuheben, dass sich Lecanora nicht über einen ganzen Thalluslappen ausbreitet, sondern an der Stelle, wo sie sich festgesetzt hat, wuchert und ziemlich grosse, eng aneinander gedrängte Apothecien erzeugt. Man trifft dieselben meist am Rand eines einzelnen Endocarponthallus; sehr häufig aber werden Gebilde bevorzugt, die aus vielen einzelnen festverwachsenen Thallusblättern (Rosette) bestehen; auch hier findet man sie am freien Rand der verwachsenen Thalli.

Bei mikroskopischer Untersuchung dünner Schnitte ist ein inniger Kontakt zwischen dem Schmarotzer und seinem Wirt zu beobachten.

Die Thallusoberfläche von Endocarpon ist dabei oft unregelmässig wellig gekrümmt. Auch die Unterseite scheint an diesen Krümmungen teilzunehmen. Bei vom Parasiten nicht befallenen Lagern habe ich eine solche Krümmung der Oberfläche nicht nachweisen können, die Krümmung steht somit allem Anschein nach zu der Tätigkeit des Schmarotzers in Beziehung. An der Berührungstelle beider Flechten entsteht ein dunkler, ziemlich breiter, brauner Saum.

Wie Bitter[1] nachgewiesen hat, bildet sich beim Zusammentreffen zweier verschiedenen Flechten ganz gewöhnlich ein solcher Grenzsaum. Unterhalb dieses Grenzsaumes zeigt sich ein hellerer Streifen, der deutlich paraplectenchymatische Struktur erkennen lässt. Schon Schwendener[2] weist in seiner Abhandlung über den Flechtenthallus darauf hin, dass nicht nur die Rinde von Endocarpon miniatum sondern auch der obere Teil des Marks diese Struktur aufweist und nur durch die Gonidienzone verdeckt wird. Werden nun die Gonidien entfernt, so kommt jene Struktur zum Vorschein. Es ist somit anzunehmen, dass die Gonidien, die bei gesunden Lagern bis nahe an die Oberfläche derselben reichen durch die eindringenden Hyphen des Schmarotzers nach unten tiefer ins

---

[1] G. Bitter, Über das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Band 33, 1899; p. 62—66.

[2] S. Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik von C. Nägeli. III. Heft. Leipzlg 1863, p. 184 u. 185.

Mark gedrängt oder aber von denselben innig umsponnen, ihres Inhalts beraubt und dadurch getötet werden, so dass sie nur noch sehr schwer beobachtet werden können. Da ein Hinabrücken der Gonidienzone durch Vergleichung mit intakten Thallusstellen sich nirgends konstatieren liess, so wird die letztere Annahme berechtigter sein. Da ferner die Gonidienzone nicht mehr so schön grün gefärbt erscheint als an von Parasiten nicht angegriffenen Stellen, und die Gonidien nicht mehr so dicht gedrängt nebeneinander liegen, so ist die Annahme der Tötung derselben nicht von der Hand zu weisen. Dieselbe wird aber noch wahrscheinlicher gemacht durch Exemplare, bei denen die Gonidien überhaupt nicht mehr zu finden sind. Die Flechte wird also derjenigen Elemente, die das Assimilationsgeschäft besorgen, beraubt und muss deshalb zum Absterben kommen. Dies ist auch in der Tat der Fall. Bei befallenen Lagern, die durch ihr ganzes Aussehen die Vermutung erwecken, dass der Parasit schon längere Zeit auf ihnen gehaust hat, sind die Hyphen nicht mehr weisslich grau, sondern bilden eine schwarz-braune gleichförmige Masse, von der sich nur die hellere, braungefärbte Rindenschicht etwas abhebt. Bei manchen Lagern war die Beeinflussung von seiten des Schmarotzers so intensiv, dass der Zusammenhang zwischen den Hyphen sich beim Schneiden löste und der morsche Endocarponthallus in Bruchstücke zerfiel.

An einigen von Lecanora dispera befallenen Endocarponblättchen, an welchen die Hyphen vollständig abgestorben waren, was sich u. a. schon durch deren schwarzbraune Farbe zu erkennen gab, bemerkte ich innerhalb der schwarzen Masse des Endocarponthallus hellere graue Pilzhyphen. Es erwiesen sich dieselben als die in den Thallus eindringenden Hyphen der schmarotzenden Lecanora. Eine ähnliche Beobachtung habe ich auch bei der dritten noch zu besprechenden parasitischen Flechte machen können.

Die Perithecien von Endocarpon scheinen von der Lecanora in gleichem Masse wie die Gonidien in ihrer Entwicklung gehemmt zu werden. In jungen Lagern, wo die Perithecienbildung erst ihren Anfang genommen hat, findet ohne Zweifel eine Verzögerung des Wachstums derselben gegenüber denen an intakten Stellen statt. Man bemerkt nämlich innerhalb der Gonidienschicht runde, hellere Stellen in grösseren oder kleineren Abständen. Zweifellos sind diese hellen Stellen die Anfänge der Perithecien. Während nun

an Stellen, wo der Schmarotzer sich nicht angesiedelt hatte, diese Bildungen zahlreich und deutlich wahrzunehmen sind, kann unterhalb der Angriffsstelle des Schmarotzers von derartigen Gebilden nichts oder nur sehr wenig bemerkt werden. Hieraus schliesse ich, dass die Perithecienbildung in diesem Falle durch die Inanspruchnahme der Endocarpongonidien durch die aufsitzende Lecanora verhindert oder doch hintangehalten wird. Ist dagegen der Thallus älter und hat er die regelmässige Dicke von 360—450 μ erreicht, so kann man an unverletzten Stellen gut ausgebildete Perithecien mit normalen Sporen in nicht zu grosser Entfernung von einander auffinden; unterhalb der Angriffsstelle des Schmarotzers aber zeigen sich nur vereinzelte Fruchtanlagen, die braun gefärbt sind und keine Sporen entwickelt haben. Sind die Perithecien aber ausnahmsweise so zahlreich wie an unbesiedelten Stellen des Thallus, so sind sie auch hier durch krankhafte Färbung ausgezeichnet und lassen keine Sporen erkennen. Man kann annehmen, dass in diesem Fall die Perithecien schon gebildet waren, als sich der Parasit auf Endocarpon niederliess und dass sie unter dem schädigenden Einfluss desselben zugrunde gegangen sind.

Dabei können aber die Hyphen noch ganz dasselbe Aussehen haben wie diejenigen schmarotzerfreier Thalli. Es werden also die Gonidien und Perithecien sofort unter den schädigenden Einwirkungen des Parasiten zu leiden haben, während die Hyphen des Endocarponthallus wohl erst dann absterben, wenn die Mehrzahl der Gonidien des Wirts durch Lecanora dispersa vernichtet ist.

Ehe ich zur Betrachtung des Parasiten selbst übergehe, möchte ich noch einige Beobachtungen bezüglich der Verteilung der Gonidien im Endocarponthallus erwähnen.

Unterhalb der Ansiedlungsstellen der parasitischen Lichenen bemerkt man einige grössere Algennester sehr tief im Mark des Thallus der angegriffenen Flechte. Schon Schwendener sagt in seinen Untersuchungen über den Flechtenthallus in Bezug auf die Gonidienzone unserer Flechte: „Die Gonidienzone ist nach unten nicht scharf abgegrenzt, indem einige zerstreute Gonidien tief im Innern der Markschicht liegen und z. B. bei einer Thallusdicke von 340 μ bloss 100 μ von der unteren Rinde abstehen." Durch diese Bemerkung Schwendeners aufmerksam gemacht, habe ich auf

[1] S. Schwendener, l. c. p. 6.

dieses Verhalten der Gonidienschicht mein Augenmerk gerichtet. Junge Thalli, die noch keine Perithecienbildung aufweisen, zeigen die Gonidienzone übereinstimmend mit der Beschreibung, die schon Schwendener gegeben. Aber an Präparaten, wo die Perithecienbildung schon im Gange war oder bereits ihr Ende erreicht hatte, konnte ich unterhalb der Fruchtanlagen in den meisten Fällen nicht nur einzelne Gonidien sondern hauptsächlich Nester derselben, die sich um die runden Perithecien im Kreisbogen anordneten, bemerken. Bei der Bildung der Früchte, die wohl innerhalb der Gonidienzone aus den Hyphen des oberen Mark ihren Anfang nimmt, werden die Gonidien nach unten gedrängt, denn in dem Zwischenraum zweier Fruchtanlagen waren wohl auch einzelne Gonidiennester zu finden, aber nicht so tief im Mark liegend. Dass dieses Vorkommen von Gonidiennestern in der Tiefe des unteren Marks mit der Tätigkeit des Schmarotzers in Beziehung steht, ist kaum anzunehmen, habe ich doch auch bei gesunden Endocarponlagern derartige Nester, allerdings etwas kleiner beobachten können. Rätselhaft bleibt indessen die grosse Ausdehnung, welche die Gonidiennester unterhalb der getöteten Perithecien aufweisen.

Der Gesamtthallus von Lecanora dispersa besteht aus vielen kleinen Einzelschollen, von denen jede einen besonderen Flechtenkörper darstellt. Die einzelnen kleinen Thalli sind durch braune Grenzsäume voneinander getrennt.[1] Während nun auf gewöhnlichem Substrat selten zwei Schollen aufeinander liegend beobachtet werden können, sind hier sehr oft zwei Schichten von Thallusschollen übereinandergelagert; ja mitunter ist eine grössere Anzahl derselben aufeinander gehäuft. Jedenfalls sind die Ernährungsbedingungen in diesem Fall so günstig, dass mehrere Schollen, ohne sich gegenseitig zu beeinträchtigen, nebeneinander leben können.

An sehr dünnen Schnitten, die die Messung einzelner Gonidien ermöglichten, ist mir aufgefallen, dass dieselben verhältnismässig gross waren. Ich konnte einzelne Gonidien messen, deren Durchmesser mit einer einzigen Ausnahme über 12 μ lang waren. Als Maximum liess sich 18 μ feststellen. Durch Zerreiben der Flechte, die auf anorganischen Substrat, wie derjenigen, die auf Endocarpon gewachsen war und systematisches Absuchen der zerriebenen Masse unter dem Deckglas, suchte ich das Maximum der Grösse des Durch-

[1] G. Bitter, l. c. p. 55–62.

messers der runden Algen in beiden Fällen festzustellen. Selbstverständlich konnte nur in den Grössenverhältnissen nach oben ein Unterschied erwartet werden; denn nach unten ist die Grösse der Algen in beiden Fällen sehr schwankend und unbestimmt. Unter den Algen der auf anorganischem Substrat gewachsenen Flechte liessen sich nur einige auffinden, deren Durchmesser grösser als 12 μ war, während sich unter den Algen des Schmarotzers zahlreiche Exemplare vorfanden mit einem Durchmesser von 12—20 μ. Da auch auf dünnen Schnitten des Parasiten an ein und derselben Stelle mehrere 12—18 μ grosse Gonidien nachgewiesen werden konnten, so ist unzweifelhaft feststehend, dass die Gonidien des Schmarotzers im Maximum einen um 50 % grösseren Durchmesser aufweisen. Die Gonidien werden also in unserem Falle auf organischen Substrat durchgängig grösser als diejenigen der Flechte auf anorganischer Unterlage.

Nachdem ich diese Beobachtung gemacht hatte, suchte ich durch Messungen das Verhältnis der Dicke der Gonidienzone zu der des ganzen Thallus bei auf beiden Substraten gewachsenen Flechten festzustellen. Obwohl es ziemlich schwierig ist, von auf gewöhnlichem Substrat gewachsenen Flechten geeignete Schnitte zur Messung herzustellen, so ist es mir doch gelungen, bei einer grösseren Zahl von Messungen nachzuweisen, dass das Verhältnis der Dicke der Gonidienschicht zu der des Gesamtthallus ziemlich konstant ist. Es betrug in den meisten Fällen 1 : 3, in einigen anderen 1 : 4 oder gar 1 : 6. Beim Parasiten waren die Messungen leichter auszuführen, weil die einzelnen Thallusschollen deutlich von einander abgegrenzt waren. Die Algenschicht war in den meisten Fällen $^1/_2$ des gesamten Thallus; ja es liessen sich Verhältnisse konstatieren, wo sie $^2/_3$, $^3/_4$ sogar $^4/_5$ desselben ausmachte. Namentlich in Fällen, wo der Schmarotzer sich schon längere Zeit auf der Wirtspflanze festgesetzt hatte, veränderte sich das Verhältnis zwischen Gonidienzone und Thallus stets zu Gunsten der ersteren.

Bei den Messungen fiel mir auf, dass die Lager von Lecanora auf der Wirtsflechte erheblich dünner waren als diejenigen auf anorganischem Substrat. Während sich hier die Dicke des Thallus zwischen 180—540 μ bewegte waren die unteren und oberen Grenzen dort 100 und 270 μ.

Auch die Sporen beider Flechten auf verschiedenen Substraten habe ich gemessen. Ich glaubte auch hier einen Unterschied in der Grösse derselben festgestellt zu haben; doch ist er nicht so auffällig wie die anderen, eben angeführten. Als Sporenmasse für Lecanora dispersa auf gewöhnlichem Substrat fand ich, übereinstimmend mit den Massen wie sie die Lichenologen angeben, $\frac{10-12}{5-6}\ \mu$. Das Maximum bei der parasitischen Flechte war $\frac{14,4}{8,2}\ \mu$.

Endlich habe ich auch die Durchmesser der Apothecien in beiden Fällen gemessen. Als Maximum für die Grösse der Durchmesser der auf gewöhnlichem Substrat erzeugten Apothecien stellte ich 600 μ fest; beim Schmarotzer dagegen 900 μ. Die Grösse des Durchmessers der Parasitenfrüchte überragte denjenigen der auf gewöhnlichem Substrat gewachsenen Fruchtanlagen um 300 μ also um 50 %. Selbstredend habe ich nur Apothecien von Lecanora dispersa gemessen, die mit Endocarpon auf demselben Stein gewachsen waren; denn auf einem Substrat von anderer Zusammensetzung können durch veränderte Bedingungen in der Ernährung auch andere Grössenverhältnisse erzielt werden.

Wir haben somit nachgewiesen, dass die Grössenverhältnisse (die Thallusdicke ausgenommen) des Parasiten die der gewöhnlichen Lecanora dispersa in allen Fällen ganz bedeutend übersteigen. Wie können wir uns diese Tatsache erklären? Offenbar bezieht die schmarotzende Flechte, da die Gonidien des Wirts absterben, von diesem schon für die Weiterentwicklung und für die Ernährung zubereitete Stoffe. Die Gonidien wären für Lecanora dispersa auf diesem Substrat wohl entbehrlich und man sollte eigentlich erwarten, dass ihre Zahl bedeutend reduziert, ihre Grösse verringert würde. Unsere Ausführungen haben aber gezeigt, dass gerade das Gegenteil der Fall ist. Die Algen sind für die Flechte die assimilierenden Organe. Die von den Hyphen empfangenen Nährstoffe geben sie zum Teil wieder umgewandelt an diese ab und ernähren dieselben dadurch. Beziehen nun die Hyphen schon für ihre Ernährung zubereitete Stoffe, so haben die Gonidien mit der Versorgung derselben nichts oder doch weniger zu tun, sie können also die von ihnen assimilierten Nährstoffe für sich selbst verwenden; der Einnahme steht keine oder doch eine viel geringere Ausgabe gegenüber und dies wird in der Grösse der Gonidien und in der rascheren Teilung

derselben zum Ausdruck kommen müssen. Den günstigen Ernährungsbedingungen verdankt der Schmarotzer offenbar auch die grösseren Apothecien mit zahlreichen gut ausgebildeten Sporen, die oft die gewöhnliche Grösse der Lecanorasporen überragen. Dabei ist noch in Betracht zu ziehen, dass die Zahl der Hyphen verhältnismässig klein ist.

Der ganze Vegetationsapparat hat offenbar infolge der einfacheren Ernährung eine Reduktion erfahren.

Aus unseren Ausführungen geht deutlich hervor, dass Lecanora dispersa auf organischem Substrat ganz wesentliche Veränderungen in ihren einzelnen Elementen erfährt, verglichen mit der Flechte auf anorganischem Substrat.

II. Parmeliopsis hyperopta Ach.

Diese Flechte findet sich in der Umgebung Stuttgarts ziemlich häufig an Mauern der Weinberge. Auch sonst scheint sie nicht selten zu sein. In getrocknetem Zustand sieht sie schwarzgrün aus; beim Befeuchten wird die Färbung etwas lichter. Der Thallus ist fiederblattartig verzweigt und durch Rhizinen lose auf dem Substrat befestigt. Mit der Nadel kann der ganze Thallus in feuchtem Zustand mit anhaftenden Stein- und Erdpartikelchen leicht abgehoben werden. Es ist mir nicht gelungen Früchte bei dieser Flechte aufzufinden, so dass die Bestimmung nur nach dem äusseren Habitus möglich war. Diese Flechte lebt bekanntlich mit Vorliebe auf organischem Substrat; ich habe sie sehr oft z. B. auf Moos vegetieren sehen und konnte feststellen, dass hier die einzelnen Lappen viel üppiger zur Entwicklung kamen.

Die Gonidien der auf anorganischem Substrat wachsenden Flechte sind rund, gelbgrün, ziemlich gross; ihr Durchmesser schwankt zwischen 12—18 μ. Bei meinen Messungen habe ich immer die grössten berücksichtigt; selbstredend sind auch solche mit einem Durchmesser unter 12 μ zu finden. Nur selten sind mir hier Gonidien begegnet, deren Dicke die maximale Grösse von 18 μ überschritten hätte.

Als Schmarotzer ist die Flechte leicht mit blossem Auge an der dendritischen Verzweigung des Thallus zu erkennen. An allen Orten, wo ich Endocarpon in der Umgebung Stuttgarts gefunden habe, war auch dieser Parasit auf ihr nachzuweisen. Oft bemerkte

ich auf den Endocarponlagern schwarze erhabene Flecke ohne dendritische Verzweigung, die ich anfangs auch für Parmeliopsis hyperopta hielt; aber die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass dies eine andere parasitisch lebende Flechte war. Weil sich nie Früchte vorfinden liessen und der äussere Habitus zu wenig charakteristische Eigenschaften aufwies, um eine Bestimmung zu ermöglichen, so habe ich von der Untersuchung dieser parasitischen Lichene einstweilen abgesehen. Auch hier habe ich bei der Vergleichung mit der auf anorganischem Substrat lebenden Flechte nur solches Material in Betracht gezogen, das mit Endocarpon auf demselben Stein gewachsen war und dabei stets darauf geachtet, ob die Flechten nicht auf irgend eine andere Weise organische Nährstoffe aufgenommen haben konnten.

Bei mikroskopischer Untersuchung ist zu bemerken, dass nicht die ganze Thallusfläche des Schmarotzers mit der Thallusoberfläche des Wirts in Berührung, sondern dass dieselbe durch Rhizinen mit ihrer Unterlage verbunden ist. Beim Schneiden macht es einige Schwierigkeit, den aufliegenden, parasitischen Thallus nicht zu verletzen, doch ist es mir gelungen einige Präparate zu erhalten, welche die natürliche Lage beider Lichenen erkennen liessen.

Da die schmarotzende Flechte nicht vollständig die Oberfläche von Endocarpon berührt, ist jener Grenzsaum, den wir schon früher kennen gelernt haben, hier nicht zu finden. Nur an der Stelle, wo die Rhizinen des Parasiten in die Rinde des Wirts eindringen, ist eine leichte Bräunung der Rindenhyphen bemerklich. Das Eindringen der Rhizinen liess sich an einem Präparat bis zu der Berührung mit der Gonidienschicht verfolgen. Die Rhizinen selbst sind von gelblicher Farbe, aus parallel laufenden Hyphen bestehend, die im Aussehen von denjenigen der Flechte auf gewöhnlichem Substrat in keiner Weise abweichen. Anfangs glaubte ich in der Dicke derselben einen Unterschied zu bemerken, doch hat sich im Lauf der Untersuchung herausgestellt, dass diese Verhältnisse bei beiden Substratformen sehr wechselnd sind.

Am Endocarponthallus fällt zunächst die helle, ziemlich breite durch paraplectenchymatische Struktur ausgezeichnete Rinde auf, während an intakten Stellen die Rinde von viel geringer Ausdehnung ist, weil die Gonidien sehr nahe an die Oberfläche des Thallus herantreten. Auch hier müssen wir annehmen, dass die Gonidien

und zwar zuerst die nächst der Oberfläche gelegenen durch die Einwirkung der schmarotzenden Flechte zu Grunde gehen und so die Struktur des oberen Marks zum Vorschein kommt. Ferner sind die Gonidien weniger dicht gelagert und nicht so lebhaft gefärbt als an unverletzten Stellen. Namentlich unterhalb der Rhizinen der parasitischen Lichenen lässt sich die Verminderung der Gonidien deutlich wahrnehmen. Doch ist es mir in diesem Falle nicht gelungen, Endocarponthalli zu finden, bei denen keine Gonidien mehr zu bemerken gewesen wären. Die befallene Flechte wird somit durch Parmeliopsis hyperopta weniger geschädigt als durch Lecanora dispersa. Dies ist leicht erklärlich; der Thallus dieser Flechte ist verhältnismässig dünn, das Maximum der Dicke war 140 μ und nie habe ich fruchtende Exemplare finden können; der Bedarf an organischen Nährstoffen ist also hier jedenfalls geringer als dort.

Die Perithecienbildung des Wirtes scheint auch hier namentlich bei Lagern, die nicht aussergewöhnlich üppig entwickelt, durch die Inanspruchnahme von seiten des Parasiten beeinträchtigt zu werden. An nicht angegriffenen Stellen waren die Perithecien in Zahl und Ausbildung normal wie bei gesunden Exemplaren, während unter der Angriffsstelle der schmarotzenden Flechte immer nur wenige Fruchtanlagen zu finden waren, die sich durch braune Farbe auszeichneten.

Ein Thallus von Endocarpon, der die stattliche Dicke von 900 μ aufwies (die gewöhnliche Dicke ist 450 μ) und der von Parmeliopsis hyperopta angegriffen worden war, zeigte lebhafte Grünfärbung der Gonidien, auch war eine Verminderung der Dicke und Dichte der Gonidienschicht kaum zu beobachten und zudem waren die Perithecien hier sehr zahlreich ausgebildet mit gut entwickelten Sporen. Entweder hat sich hier die Flechte erst nach der Bildung der Fruchtanlagen niedergelassen oder aber ist der Thallus infolge seines üppigen Wachstum befähigt, sich selbst und den immerhin nicht sehr anspruchsvollen Parasiten zu ernähren, ohne dadurch wesentlich geschädigt zu werden. Die erstere Annahme scheint mir unwahrscheinlich zu sein, denn der Habitus des Parasiten auf diesem Thallus war nicht verschieden von demjenigen, der eine deutliche Beeinflussung der Wirtsflechte unzweifelhaft konstatieren liess. Ich halte deshalb die zweite Möglichkeit für die wahrscheinlichere.

Auch die Hyphen können sich dem schädigenden Einfluss des Schmarotzers nicht vollständig entziehen; denn während sich noch Gonidien in ziemlicher Menge vorfinden, ist eine leichte Bräunung der Hyphen des Endocarponthallus zu bemerken. Nie aber habe ich eine vollständige Bräunung oder einen Zerfall der Wirtsflechte, wie ihn Lecanora dispersa hervorruft, wahrnehmen können. Die angegriffene Lichene erleidet zwar eine sehr wesentliche Schädigung aber keine vollständige Vernichtung durch den Parasiten.

Die Gonidien der auf gewöhnlichem Substrat lebenden Parmeliopsis hyperopta sind, wie schon erwähnt, ziemlich gross. Ich konnte aber feststellen, dass die Gonidien des Schmarotzers beträchtlich grösser werden, das Maximum des Durchmessers der runden, gelbgrünen Algen war 27 μ. Bei den Vertikalschnitten selbst waren Messungen nicht gut auszuführen, da die Gonidien der parasitischen Lichene wie auch diejenigen der auf gewöhnlichem Substrat lebenden so sehr von zahlreichen Hyphen umsponnen waren, dass die Umrisse derselben nicht deutlich zu erkennen waren. Deshalb habe ich auch hier einige Thallusfragmente beider Substratformen auf dem Objektträger fein zerrieben und dann systematisch abgesucht. Während ich bei der auf anorganischem Substrat vegetierenden Flechte nur eine einzige Alge, deren Durchmesser über 20 μ gross war, finden konnte, war bei dem Parasiten eine grössere Anzahl mit 20—27 μ Durchmesser anzutreffen. Einmal ist es mir auch gelungen an einem dünnen Schnittpräparat des Schmarotzers vier nebeneinander liegende Gonidien zu messen, deren Durchmesser über 18 μ betrugen. Wir müssen somit auch in diesem Fall annehmen, dass die Algen der schmarotzenden Lichene stets grösser werden als die der auf anorganischem Substrat vorkommenden Flechte.

Auch die Gonidienzonen beider Substratformen habe ich gemessen. Bei der auf Stein lebenden Flechte betrug die Gonidienschicht $^1/_3$ bis $^1/_4$ des ganzen Thallus, beim Parasiten $^1/_2$ oder $^2/_3$.

Parmeliopsis hyperopta lebt als Schmarotzer unter günstigeren Ernährungsbedingungen. Da die assimilierenden Algen an die Pilzhyphen nur wenig organische Nährstoffe abzugeben haben, da diese die Nährstoffe des Wirts für sich verwenden, so können erstere ihre assimilierten Stoffe zum grössten Teil für sich allein verwerten, sie werden deshalb grösser und zahlreicher.

Die als Substrat dienende Flechte wird durch die Inanspruchnahme von seiten des Parasiten zwar geschädigt aber nicht vollständig vernichtet.

III. Lecanora spec.

Diese Flechte besitzt eine weiss-graue Kruste. An den Mauern der Weinberge in der Umgebung von Stuttgart sind Krusten von kleinerem Umfang in grosser Zahl zu finden. Grössere Krusten, die mit den kleineren in der äusseren Beschaffenheit übereingestimmt hätten, konnte ich nicht konstatieren. Früchte waren nie zu bemerken. Genauere Beobachtungen und namentlich die mikroskopische Untersuchung hat gezeigt, dass diese Flechte nie auf anorganischem Substrat lebt, sondern immer andere Flechten als ihre Unterlage wählt; mir wenigstens ist es trotz aller Bemühung nicht gelungen, einen Thallus zu finden, von dem hätte gesagt werden können, dass er sich auf dem blossen Stein festgesetzt habe. Namentlich auf den braunschwarzen Überzügen, die fast keinem Stein der Weinbergsmauern fehlen und nichts anderes als sterile Flechtenlager sind, lässt sich unsere Flechte mit Vorliebe nieder.

Auch auf Endocarpon ist die Flechte als graue, rundliche, kleine Kruste gewöhnlich in der Mitte des Thalluslappen, seltener am Rand, sowohl auf jüngeren als älteren mit blossem Auge leicht zu erkennen. Auch Lecanora dispersa habe ich mit ihr manchmal auf demselben Thallusteil vorgefunden.

Während Parmeliopsis hyperopta sich mit Rhizinen an der Unterlage befestigt, liegt Lecanora spec. mit der ganzen Kruste eng auf dem Substrat auf. Dieser innige Kontakt ruft auf Endocarpon einen braunen Grenzsaum hervor, der bei mikroskopischer Betrachtung feiner Vertikalschnitte deutlich wahrzunehmen ist.

Auf diesen braunen Saum, der uns schon beim ersten Parasiten begegnet ist, folgt ein heller Streifen mit paraplektenchymatischer Struktur, welche auch hier durch Vernichtung der Gonidien zum Vorschein kommt. Die Gonidien scheinen durch diesen Flechtenparasiten sehr rasch zugrunde gerichtet zu werden; denn bei keinem Präparat konnte unterhalb der Ansiedlungsstelle des Schmarotzers eine kontinuierliche Algenzone beobachtet werden.

Auch die Perithecien des Wirtes leiden sofort empfindlich unter den schädigenden Wirkungen des Parasiten. Es waren an

den angegriffenen Stellen des Endocarponthallus nur wenige Perithecien zu finden und diese waren nur durch etwas dunklere Färbung von der schwarzbraunen Umgebung zu unterscheiden.

Überhaupt wird Endocarpon von dieser Flechte noch viel stärker in seinem Wachstum geschädigt als durch die beiden schon behandelten. Bei den meisten Präparaten war der Thallus gleichmässig braunschwarz, ja sogar die Grenze zwischen beiden Flechten war oft vollständig verwischt. Zwischen der braunschwarzen Masse der Hyphen des zugrunde gegangenen Wirts waren dann wie bei dem parasitischen Verhältnis zwischen Endocarpon und Lecanora dispersa die grauen, lebensfähigen Hyphen des wuchernden Schmarotzers zu bemerken.

Die Wirkung des Schmarotzers ist bei jungen wie alten Thalluslappen dieselbe; es geht der Endocarponorganismus unter der Einwirkung der parasitischen Flechte vollständig zugrunde. Der Parasit besteht aus weisslichgrauen Hyphen und runden, gelbgrünen Gonidien, deren Durchmesser 10—18 μ beträgt. Ein Vergleich dieser Gonidien mit solchen, die von der scheinbar auf anorganischem Substrat wachsenden Flechte stammten, lehrt, dass eine Differenz in den Grössenverhältnissen nicht besteht. Wie schon erwähnt, ist aber unsere Flechte nie auf anorganischen Substrat zu treffen. Unterhalb des Lecanorathallus fand ich eine braune Masse von abgestorbenen Hyphen bis zu einer Dicke von 800 μ; in unmittelbarer Nähe desselben lies sich an manchen Schnitten noch die Gonidienzone der befallenen Flechte erkennen. Schon beim Entfernen des Thallus mit der Nadel bemerkt man eine braune, erdige Masse unter demselben, weshalb er sich leicht ablösen lässt. Die Flechte hat also hier organische Stoffe zur Verfügung gehabt.

Auch das Verhältnis zwischen Gonidienschicht und Thallus war in beiden Fällen ziemlich gleich, die Gonidienzone betrug $^1/_2$ des Gesamtthallus, welches Verhältnis mit den Ergebnissen bei den beiden andern Parasiten übereinstimmt.

Apothecien habe ich bei dieser Flechte trotz eifrigen Suchens weder beim Parasiten noch bei der auf gewöhnlichem Substrat lebenden Flechte vorfinden können.

Endocarpon wird durch Lecanora vollständig im Wachstum gehindert und stirbt deshalb ab; der Parasit verwendet die vorhandenen Nährstoffe für seine Zwecke.

Über die Art und Weise wie die besprochenen Flechten auf Endocarpon gelangen lässt sich nichts Bestimmtes aussagen. Vielleicht gelangen Thallusteile derselben zufällig auf Endocarpon und wuchern hier, da sie günstige Ernährungsbedingungen vorfinden, üppig weiter. An Überwucherung bei der Begegnung ist wohl kaum zu denken; denn die meisten parasitischen Lager sitzen in der Mitte des Endocarponlappens, während der Rand selten vom Schmarotzer befallen ist. Bei Lecanora dispersa, wo diese Annahme einigermassen begründet wäre, finden sich jedoch auch Parasitenthalli in der Mitte eines Thalluslappens der Wirtsflechte, wobei der Rand intakt ist.

Durch Fünfstück, Bitter, Lang, Friedrich u. a. wurde nachgewiesen, dass das Substrat von ganz bestimmtem Einfluss auf die Ausbildung der Flechten ist.

Der Gehalt an kohlensaurem Kalk bei den Kalkflechten bedingt das Vorhandensein der Späroidzellen und Ölhyphen; die Gattung Pyrenula erzeugt je nach dem sie auf dicker oder dünner Rinde vegetiert grosse oder kleine Apothecien, was zur Unterscheidung der Formen nitida und nitidella Veranlassung gegeben hat; das Verhältnis der Gonidienzone steht in ganz bestimmter Beziehung zum Substrat.

Durch die vorliegenden Ausführungen haben wir diese Abhängigkeit der Flechte von ihrem Substrat an einigen ganz besonders gearteten Fällen bestätigen können. Wir haben namentlich bei Lecanora dispersa, wo alle Elemente für die Untersuchung zugänglich waren, nachweisen können, dass die Gonidien auf organischem Substrat bedeutend grösser, die Algenzone mächtiger, die Apothecien umfangreicher werden, ja selbst die Sporen an Grösse zunehmen, und dass sich die einzelnen Thallusschollen aufeinander häufen, wenn die Flechte ein Material als Unterlage wählt, das ein solch enges Zusammenrücken ohne gegenseitige Gefährdung der einzelnen Lager in Bezug auf günstige Entwicklungsbedingungen gestattet. Die befallene Flechte stirbt unter den Angriffen des Parasiten ab.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Auf Endocarpon miniatum sind verschiedene parasitisch lebende Lichenen zu finden, die sich wohl zufällig dort einnisten, da sie auch sonst auf gewöhnlichem Substrat anzutreffen sind. Es wurden untersucht: Lecanora dispersa, Parmeliopsis hyperopta und Lecanora spec.

Die als Substrat dienende Flechte wird sehr wesentlich geschädigt, ja meist vollständig vernichtet. Gonidien und Perithecien scheinen zuerst unter der aussaugenden Tätigkeit des Parasiten zu leiden; erst in letzter Linie sterben auch die Hyphen ab.

Der Vergleich der Parasitenflechte mit der auf gewöhnlichem Substrat lebenden Form zeigt, dass jene ganz bestimmte Abänderung erfährt. Der Durchmesser der Gonidien und Apothecien wird im Maximum um 50 % grösser; die Gonidienschicht beträgt die Hälfte des ganzen Thallus.

Stuttgart, Bot. Institut der Kgl. Tech. Hochschule.

Das Bewegungsgewebe der Angiospermen-Staubbeutel.

Von

Jakob F. Colling.

Bei den meisten Angiospermen erfolgt die Öffnung der Pollensäcke durch einen gemeinschaftlichen Längsriss der beiden die Theca bildenden Fächer infolge der Kontraktion ihrer Wandungen. Zweck dieser Arbeit ist, zur Kenntnis dieses Vorganges und der dabei beteiligten mechanischen Faktoren einiges beizutragen.

Erster Teil.

Geschichte und Literatur.

Der Erste, der über die sich bei Öffnung der Antherenfächer abspielenden Vorgänge brauchbare Beobachtungen veröffentlichte, war Mirbel[1]. Die früheren Autoren scheinen an eine Reizbarkeit, entsprechend der bei der Muskelkontraktion wirkenden, gedacht zu haben; wenigstens erwähnt Mirbel, dass Duhamel im Gegensatz dazu die Vermutung ausgesprochen habe, die Bewegung der Antherenklappen werde sich auf eine „mechanische" Ursache zurückführen lassen. Mirbel bestätigt diese Ansicht und gibt dann seine Beobachtungen an Aletris, Aloë ferox, Fritillaria imperialis und Cheiranthus. Wenn nun auch manche seiner Ansichten nicht zutreffend sind, so unterscheidet er doch schon ganz richtig zwischen

[1] Mirbel, Observations sur un système d'anatomie comparée des végétaux, fondé sur l'organisation de la fleur, in Mémoires de la classe des Sciences Mathématiques et Physiques de l'Institut de France. Année 1808. Paris.

der äusseren, dünnwandigen Zellschicht und der inneren „lame contractile“. Dass er auch die Fasern der Zellwände der inneren Schicht schon gesehen hat, geht aus seiner Angabe bei der Besprechung von Fritillaria hervor. Hier beschreibt er nämlich die kontraktile Schicht als aus Zellen zusammengesetzt mit „in kleine Riemen gespaltenen Seitenwänden“ („cellules à parois fendues en petites lanières“). Übrigens glaubt Mirbel bei der Rissbildung auch der Ausdehnung des Pollens eine gewisse Rolle zuschreiben zu müssen.

Zwanzig Jahre später beschäftigte sich Meyen[1] mit dem Gegenstand (— ohne von den Untersuchungen Mirbels zu wissen —), und etwas später veröffentlichte Purkinje[2] eine ziemlich umfangreiche Schrift, in der er auf 18 Tafeln ca. 300 Abbildungen von Zellen der inneren Antherenwandschicht gibt. Beide erkannten zwar, dass auf den Wänden dieser Schicht Fasern verliefen, und beobachteten auch schon einige Formen des Faserverlaufs richtig, doch waren ihre Anschauungen über den Bau der Faserzellen im allgemeinen noch recht mangelhafte. Purkinje z. B. hielt die Fasern für teils innerhalb, teils ausserhalb der Zellwände oder gar ganz ohne Zellwände vorkommende Röhren. Unklar bleibt bei beiden Autoren die Mechanik der Öffnungsbewegung. Purkinje gibt als Ursache des Aufspringens „die Elastizität“, Meyen die „Hygroskopizität“ der Fasern an, beide ohne die etwaige Wirkungsweise dieser Ursachen hinreichend klarzulegen. Von Purkinje stammen die Bezeichnungen Exothecium für die Epidermis, Endothecium für die Faserzellschicht oder -schichten der Antherenwand. Dagegen zeichnet sich eine Arbeit Mohls[3] über dasselbe Thema (— durch die Schrift Purkinjes veranlasst —) durch Schärfe der Beobachtung und Klarheit der Folgerungen aus. Purkinje hatte beobachtet, dass die Fasern meist auf der nach der Epidermis zu gelegenen Seite der Faserzellen fehlen, auf den radialen Wänden einander parallel von aussen nach innen laufen und auf den

[1] F. J. F. Meyen, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Inhalt der Pflanzenzellen, Berlin 1828, S. 52—53. Ausführlich in: Neues System der Pflanzenphysiologie, I. Bd., Berlin 1837, S. 64 ff. und III. Bd., Berlin 1839, S. 134 ff.

[2] J. E. Purkinje, De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarum formis. Breslau 1830.

[3] H. Mohl, Über die fibrösen Zellen der Antheren, Flora 1830, S. 697 ff., 715 ff., 730 ff. Später in: Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845.

Innenwänden entweder ebenfalls parallel laufen oder sich zu einem „Stern“ (Purkinje) vereinigen. Mohl bestätigt und ergänzt diese Beobachtung und weist mit Nachdruck darauf hin, dass jedenfalls in den meisten Fällen die Masse der Fasern auf der Innenseite die auf der Aussenseite um ein Vielfaches übertrifft. Auf diese Tatsache gründet er seine Erklärung der Öffnungsbewegung. Bekannt sei, meint er, dass das dünnwandige Parenchym sich beim Eintrocknen viel mehr zusammenziehe als dickwandige Zellen. Daraus folge für unseren Fall, dass auch hier die dünneren Membranpartien sich stärker kontrahierten als die verdickten. Da nun die Hauptmasse der Fasern sich auf den Innenwänden der Faserzellen befinde, die Aussenwände der letzteren und die Epidermis dagegen gewöhnlich ganz faserlos seien, so müsse folgerichtig beim Austrocknen die Innenwand bedeutend weniger schrumpfen, als die äusseren, dünnwandigen Membranen dies tun, und die Folge sei das ja tatsächlich stattfindende Umbiegen der Antherenwand nach aussen. Diese Theorie ist jedenfalls, wie gesagt, völlig klar. In ihrer Grundlage — dem Unterschied in der Kontraktilität der verdickten und der unverdickten Membranteile — ist sie auch von den meisten späteren Autoren beibehalten worden. Ihr hauptsächlichster Fehler ist der, dass sie mit der gewöhnlichen Kontraktilität der anderen Gewebe auskommen will und infolgedessen auch die Epidermis bei der Schrumpfung beteiligt sein lässt. Mirbel hat sich dann noch einmal[1] mit Untersuchungen über den Bau der Antherenklappen beschäftigt, ohne indessen etwas Nennenswertes zutage zu fördern. Treviranus[2], der zwar keine eigenen Forschungen angestellt hat, aber ein ausführliches Referat gibt, stellt sich im wesentlichen auf den Standpunkt Mohls.

Nach längerer Pause wurde die Frage wieder aufgegriffen von Ad. Chatin[3]. Chatin entdeckte die von den älteren Au-

---

[1] Mirbel, Complément des observations sur le marchantia polymorpha, suivis de recherches sur les métamorphoses des utricules, et sur l'origine, les développements et la structure de l'anthère et du Pollen des végétaux phanérogames. Mémoires de l'Institut de France, XIII. Jg., p. 390 ff. Paris 1835.

[2] Treviranus, Physiologie der Gewächse. II. Bd., S. 279—88. Bonn 1838.

[3] Chatin, Causes de la déhiscence des anthères. Comptes rendus de l'académie des sciences, Bd. 70, p. 201 ff., 410 ff., 644 ff. Paris 1870.

Derselbe, De l'anthère; recherches sur le développement, la structure et les fonctions de ses tissus. Paris 1870.

toren übersehene dritte Zellschicht der Antherenwand, welche diese innen auskleidet. Als Ursache des Aufspringens der Klappen sieht auch er „die Hygroskopizität“, und zwar, soweit das Endothecium in Frage kommt, anscheinend die der Fasern an. Das Endothecium ist dabei zwar auch beteiligt, doch spielt in den meisten Fällen die Epidermis eine ebenso grosse Rolle; ja es soll sogar vorkommen, dass die erwähnte innerste Zellschicht aktiv wirksam ist.

Für die Farnsporangien, die ebenfalls einen — allerdings anders konstruierten — Bewegungsmechanismus besitzen, und die von da ab gewöhnlich mit den Antheren zusammen untersucht wurden, nahm Prantl[1] als wirksames Agens einen in den Zellen befindlichen osmotischen Stoff an. Er blieb indessen mit dieser Ansicht ziemlich alleinstehend.

Die bisherigen Forschungen litten fast alle unter dem Fehler der rein morphologischen Betrachtungsweise. Erst mit Schinz[2] beginnt eigentlich die experimentelle Untersuchung. Nachdem er die Möglichkeit einer Wirksamkeit von Turgeszenzänderungen zurückgewiesen hatte, kam für Schinz nur ein hygroskopischer Mechanismus in Betracht. Es handelte sich nun darum, den Sitz desselben festzustellen. Mohl und auch Chatin hatten der Epidermis eine bedeutende Rolle zugeschrieben. Konnte nun dieser Faktor eliminiert werden, und es trat trotzdem die Bewegung ein, so war jedenfalls erwiesen, dass die Epidermis wenigstens nicht in erster Linie die wirksame Ursache der Bewegung bildete. Schinz gelang es, bei Eranthis hiemalis die Epidermis von der Faserzellschicht loszulösen, so dass er beide Teile gesondert betrachten konnte. Er fand, dass die Bewegung der Faserzellschicht nicht im geringsten beeinträchtigt war, und dass im Gegensatz dazu die isolierte Epidermis sich gar nicht bewegte. Damit war — Verallgemeinerung als erlaubt vorausgesetzt — strikte bewiesen, dass die Epidermis bei der Öffnungsbewegung der Antheren nicht beteiligt sei. Ausserdem glaubt Schinz, bei den meisten seiner Objekte Faltungen der äusseren[3] Membran der Faserzellen beobachtet zu haben, so dass

[1] Prantl, Tageblatt der 52. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Baden-Baden. 1879.

[2] H. Schinz, Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke. Dissertation Zürich 1883.

[3] Unter „äusserer“ bezw. „innerer“ Membran oder Wand der Faserzellen ist im folgenden immer die Epidermal- bezw. die Lokularwand verstanden.

also auch diese auszuschalten wäre. Nach ihm sind die tätigen Elemente in den Fasern selber zu suchen. Er wird dazu verführt durch eine entfernte Ähnlichkeit im Bau der Fasern mancher Zellen mit den — nicht im Rahmen unserer Besprechung liegenden — dynamischen Zellen der Cycadeen-Antheren. Diesen entsprechend besässen die Schichten der Verdickungsfasern verschiedene Quellbarkeit und damit auch verschiedene Kontraktilität, und zwar so, dass die Quellungsfähigkeit nach dem Innern der Zelle zunähme. Beim Austrocknen würden sich also die inneren Verdickungsschichten stärker kontrahieren als die äusseren, infolgedessen müssten sich die der Epidermalwand zugekehrten freien Enden der Fasern einander nähern, die Epidermalwände würden eingefaltet, die Aussenseite der Antherenwand also verkürzt, die Antherenwand selbst nach aussen umgebogen. Von Schinz stammen die Ausdrücke „Bank-" oder „Stuhlzellen" für die Zellen, deren Fasern auf der Kante einer Radialwand mit der Epidermalwand beginnen, über die Seitenwände parallel verlaufen und auf der Lokularwand zu einer die ganze Wand bedeckenden Verdickungsplatte verschmelzen, und „Griffzellen" für diejenigen, deren Fasern sonst ebenso gebaut sind, aber auf der Lokularwand anstatt zu einer breiten Platte sich zu einer Art Sternfigur vereinigen. Der letzterwähnte Ausdruck ist eine Übersetzung der „cellules à griffes" Chatins. Schinz' Beobachtungen lassen manchmal zu wünschen übrig.

Um vieles korrekter sind die Untersuchungen Schrodts[1]. Dieser bestätigt zwar auf Grund eigener, sorgfältigerer Versuche die Schinzsche Anschauung über die Funktion der Epidermis, kommt dann aber zu einer anderen Fragestellung. Nach Schrodt kämen als Ursache der Bewegung in Betracht entweder die Verdickungsfasern oder aber die verdünnten Membranpartien der Faserzellen. Ausschlaggebend ist in dieser Hinsicht für ihn das Verhalten von dünnen Schnitten, an denen bei Entfernung der Epidermis ausser der äusseren Membran auch Teile der radialen Wände der Faserzellen weggeschnitten wurden. Diese zeigten sich nämlich in der Bewegung erheblich beeinträchtigt, was mit der Schinzschen Theorie schlecht vereinbar ist. Ausserdem weist Schrodt nach, dass die Orientierung der U-förmigen Fasern nicht, wie es die

[1] F. Schrodt, Das Farnsporangium und die Anthere. Flora 1885, S. 455 ff., 471 ff., 487 ff.

Schinzsche Annahme verlangt, und Schinz auch gesehen haben wollte, eine zur Öffnungsspalte senkrechte, sondern eine zu ihr parallele ist. Auch Schrodt glaubt Verbiegungen der äusseren Membran der Faserzellen feststellen zu können. Aus alledem schliesst er, dass als Sitz der Bewegungsursache die radialen Wände der Faserzellen, und zwar ihre unverdickten Bestandteile, anzusehen seien.

Gleichzeitig mit der Arbeit Schrodts erschien eine Publikation von Leclerc du Sablon[1] über Bau und Funktion der Antheren. Leclerc gibt von seinem reichhaltigen Material eine Menge ausgezeichneter Einzelbeobachtungen. Auch er nimmt an, dass die dünnen Wandpartien sich allein verkürzen; er scheint auch Messungen angestellt zu haben, die dies bestätigen. Bei ihm findet sich zum ersten Male ein Versuch, die verschiedene Schrumpfungsfähigkeit der dünnen und der verdickten Wandstellen zu erklären. Er führt sie auf eine verschiedene chemische Struktur zurück, indem er annimmt, dass die Fasern verholzt seien, die kontraktilen Membranteile dagegen ihre zellulose Beschaffenheit bewahrt hätten. Dass verholzte Membranen weniger quellungsfähig seien als aus Zellulose bestehende, scheint er als selbstverständlich vorauszusetzen; wenigstens gibt er nirgends die Spur eines Beweises. Auch die Verholzung der Fasern selbst scheint nur eine Annahme zu sein, da er nicht angibt, ob er etwa Versuche mit chemischen Reagentien angestellt habe.

Eine tiefere wissenschaftliche Begründung erhielt aber die Theorie von der verschiedenen Schrumpfungsfähigkeit der verdickten und der unverdickten Membranteile erst durch C. Steinbrinck[2], der sich überhaupt um die Theorie der Membranschrumpfung grosse Verdienste erworben hat. Seine Forschungen basieren auf der

[1] Leclerc du Sablon, Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères. Annales des Sciences naturelles. Botanique. VII. série, tome I, S. 97 ff. Paris 1885.

[2] C. Steinbrinck, Über die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe. Flora 1891, S. 193.

Derselbe, Zur Öffnungsmechanik der Blütenstaubbehälter. Berichte der deutschen bot. Gesellschaft 1895, XIII. Bd., S. 55.

Derselbe, Grundzüge der Öffnungsmechanik von Blütenstaub- und einigen Sporenbehältern. Botanisch Jaarboek. VII. Bd. Gent 1895.

Nägelischen Micellartheoric und des weiteren auf den Untersuchungen Schwendeners über die Quellungs- und Schrumpfungsverhältnisse pflanzlicher Membranen. Steinbrinck legte dar, dass in der Faserung der Endotheciumzellen die micellare Struktur zum Ausdruck komme, durch welche die Richtungen des Schrumpfungsmaximums und des Schrumpfungsminimums bedingt seien. Messungen und Untersuchungen unter dem Polarisationsmikroskop ergaben, dass die Richtung der stärksten Schrumpfung senkrecht auf der Richtung der Fasern stehe, während die Richtung des Schrumpfungsminimums mit der der Fasern zusammenfalle.

Gerade Steinbrinck, der entschiedene Verfechter und Begründer der Membranschrumpfungstheorie, war es nun, der sich später ebenso entschieden zu einer anderen Hypothese bekannte[1]. E. Kamerling hatte in mehreren Abhandlungen auf die Kohäsion des verdunstenden Zellsaftes als einen für die Formveränderungen mancher pflanzlicher Organe wichtigen Faktor hingewiesen. Steinbrinck griff diese Idee eifrig auf. In der Tat kommt für Mechanismen wie etwa den Öffnungsapparat des Farnsporangiums wohl kaum mehr eine andere Deutung in Betracht. Steinbrinck suchte

[1] C. Steinbrinck, Ist die Kohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfungsbewegungen von Antherenklappen, Sporangien und Moosblättern? Berichte d. deutschen bot. Ges. 1898, Bd. XVI, S. 97.

Derselbe, Über den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren. Schwendener-Festschrift 1899, S. 165.

Derselbe, Über elastische Schwellung (Entfaltung) von Geweben und die mutmassliche Saugwirkung gedehnten Wassers. Berichte d. deutschen bot. Gesellschaft 1899, Bd. XVII, S. 99.

Derselbe, Zum Vorkommen und zur Physik der pflanzlichen Kohäsionsmechanismen. Ebenda S. 170.

Derselbe, Zur Frage der elastischen Schwellung von Pflanzengeweben. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1900, Bd. XVIII, S. 48.

Derselbe, Zur Terminologie der Volumveränderungen pflanzlicher Gewebe und organischer Substanzen bei wechselndem Flüssigkeitsgehalt. Ebenda S. 217.

Derselbe, Ist die Luftdurchlässigkeit einer Zellmembran ein Hindernis für ihre Schrumpfelung? Ebenda S. 275.

Derselbe, Über die Grenze des Schrumpfelns. Ebenda S. 386.

Derselbe, Zum Öffnungsproblem der Antheren. Berichte d. deutschen bot. Ges. 1901, Bd. XIX, S. 552.

nun nach der Anregung Kamerlings die „Kohäsionstheorie" auch auf die Öffnungsbewegung der Antheren anzuwenden. Die Mechanik des Öffnungsvorganges wäre also kurz gesagt die, dass beim Austrocknen die Wände der Endotheciumzellen sich nicht verkürzten, sondern durch den Zug des an ihnen ausserordentlich stark adhärierenden schwindenden „Füllwassers", welches sich infolge der Verdunstung auf ein immer kleineres Volumen zusammenzuziehen suche, eingefaltet würden, wodurch natürlich ebenfalls eine Annäherung der Fasern — und zwar bei den entsprechenden Formen ebenfalls vorwiegend auf der Aussenseite — zustande käme. Durch die Adhäsion der eingezogenen Wände aneinander würde die Wiederentfaltung durch die elastischen Fasern nach völligem Schwinden des Füllwassers unmöglich gemacht; bei erneutem Wasserzusatz fiele dieser Faktor weg; die Spannkraft der Fasern könnte wieder in Funktion treten und die „elastische Schwellung" des Endotheciums bewirken. In den zahlreichen Abhandlungen Steinbrincks über diesen Gegenstand finden sich zur Stütze seiner Theorie vor allem zwei Gründe: 1. die Feststellung, dass die Faserzellen nach der Kontraktion noch safterfüllt seien; 2. die tatsächliche Konstatierung der vorausgesetzten starken Faltungen der Endotheciumzellwände in kontrahiertem Zustande.

Gegen die Kohäsionstheorie wandte sich als Erster Brodtmann[1]. Er machte geltend, dass den Antheren jenes eigentümliche Hin- und Herzucken, welches bei dem anerkannten Kohäsionsmechanismus des Farnsporangiums infolge des Auseinanderschnellens der von dem Kohäsionszuge befreiten Verdickungen eintrete, vollständig abgehe. Steinbrinck erklärte diese Tatsache mit der eben erwähnten Adhäsion der tief eingezogenen Wandfalten. Ferner macht Brodtmann den schwerwiegenden Einwurf, dass die Radialwände, die Steinbrinck als die hauptsächlichsten Angriffspunkte der Kohäsionswirkung betrachtet, jedenfalls überhaupt nicht beteiligt sein können, da jede Wand gleichzeitig zwei Zellen angehöre, also gleichzeitig zwei ungefähr gleichen, aber entgegengesetzt gerichteten Zugwirkungen ausgesetzt wäre, so dass sich die letzteren notwendig aufheben müssten. Die Kontraktion erfolgt nach Brodtmann erst, nachdem das Füllwasser geschwunden ist.

---

[1] Fr. Brodtmann, Über die Funktion der mechanischen Elemente beim Farnsporangium und bei der Anthere. Dissertation Erlangen 1898.

Die gründlicheren Untersuchungen Schwendeners[1] bestätigten die Angaben Brodtmanns. Auch sie widersprechen durchaus den Beobachtungen Steinbrincks. Zunächst stellt Schwendener fest, dass die Schrumpfung der Antherenwand erst vor sich gehe, nachdem sich die Endotheciumzellen entleert haben. Unter dem Mikroskop konnte man dies an der Schwärzung der Schnitte deutlich erkennen. Auch auf den Mangel des Zuckens wird hingewiesen; um ihn zu konstatieren, wurden die Schnitte auf einer Nadel befestigt und so das Ankleben am Objektträger verhindert. Das Resultat war eine vollständig ruhige, gleichmässige Bewegung. In den von Schwendener beobachteten Fällen waren die Zellwände — im Gegensatz zu den Angaben von Schinz, Schrodt und Steinbrinck — in ausgetrocknetem Zustande straff gespannt und nicht gefaltet. Zum Teil wurden diese Beobachtungen an Einzelzellen ausgeführt. Im übrigen stellt sich Schwendener auf den Standpunkt Leclerc du Sablons, indem er die dünnen Membranpartien gleichmässig an der Schrumpfung beteiligt sein lässt, also keinen Gegensatz zwischen den radialen und den tangentialen Wänden konstruiert. Messungen ergaben Kontraktionen bis zu 75 %, während isolierte Fasern keine nachweisbaren Verkürzungen zeigten. Zum Vergleich wurde auch die Membranschrumpfung gewöhnlicher Parenchymzellen gemessen. Sie betrug höchstens 2–3 %, bei dynamischen Zellen anderer Art ca. 8 %.

Später ist dann noch Schrodt[2] wieder mit einer Arbeit hervorgetreten, in der er den schwindenden Turgor der Antherenwand als bewegende Ursache des Öffnungsvorganges nachzuweisen sucht. Jedoch wollte Schrodt seine Turgorhypothese nur auf die erstmalige Öffnung angewandt wissen; für die später durch Wasserzusatz oder -entzug verursachten Bewegungen nahm auch er Membranquellung und -schrumpfung an. Eine Faltung der Membran konnte Schrodt nicht bemerken.

[1] S. Schwendener, Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. Sitzungsberichte d. kgl. preuss. Akademie d. Wissenschaften 1899, S. 101.

[2] J. Schrodt, Zur Öffnungsmechanik der Staubbeutel. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1901. Bd. XIX, S. 483.

Die Sachlage ist also augenblicklich die, dass die Beobachtungen der Forscher einander direkt widersprechen. Es wird also in erster Linie meine Aufgabe sein, durch Häufung erneuter, sorgfältiger Beobachtungen eine der sich widerstreitenden Angaben als richtig zu erweisen. Für den am meisten der Aufklärung bedürftigen Punkt halte ich aus später zu erörternden Gründen die Frage, ob die Bewegung der Antherenklappen vor oder nach der Entleerung des Füllwassers aus den Endotheciumzellen erfolgt. Dieser Punkt steht auch, was die Zahl der von mir angestellten Beobachtungen betrifft, an erster Stelle.

Zweiter Teil.

Membranschrumpfung oder Kohäsionswirkung des Füllwassers?

1. Der Zeitpunkt der Bewegung.

Mit Recht wurde sowohl von Steinbrinck als auch von den Anhängern der Membranschrumpfungstheorie sehr viel Wert auf die Feststellung des Zeitpunktes der Bewegung gelegt. Wie erwähnt, handelte es sich darum, ob die Bewegung der Antherenklappen schon erfolge, während die Endotheciumzellen noch mit Saft erfüllt seien, oder ob sie erst nach Verdunstung des Zellsaftes eintrete. Im ersteren Falle war natürlich an eine Beteiligung der Membran nicht zu denken, und die Kohäsionstheorie konnte als erwiesen gelten; im letzteren Falle dagegen war eine Mitwirkung der Kohäsion des Füllwassers ausgeschlossen und als bewirkende Ursache der Bewegung blieb nur die Membranschrumpfung übrig. Bei der Beurteilung der Resultate der diesbezüglichen Untersuchungen hängt natürlich vieles davon ab, ob man die angewandte Methode für mehr oder weniger zuverlässig hält. Nun hat man in der Schwärzung des mikroskopischen Bildes ein schönes Kriterium für die Austrocknung des zu untersuchenden Schnittes, und in der Tat basieren die über den in Rede stehenden Punkt angestellten Forschungen auf dieser Erscheinung. Besonders Schwendener, dessen Angaben sehr bestimmt lauten, hält die hierher gehörigen

Beobachtungen für entscheidend. Steinbrinck glaubt ihnen nicht dieselbe Wichtigkeit zuschreiben zu müssen, da nach seiner Meinung selbst für den Fall, dass die Schwärzung als vor der Schrumpfung erfolgend konstatiert würde, noch tiefer im Schnitt gelegene Zellen mit Wasser erfüllt sein und also Kohäsionswirkung zeigen könnten. Ich vermag diesen Einwand Steinbrincks nicht als stichhaltig anzuerkennen, da ein etwa vorhandener Kohäsions-Mechanismus doch auch in den oberen Zellreihen wirksam sein und diese also vor der Schwärzung zusammenziehen müsste. Die allerobersten, angeschnittenen Zellen wären freilich nicht in Betracht zu ziehen, aber durch Tiefereinstellung des Mikroskops lässt sich doch die Beobachtung der unmittelbar darunter gelegenen Zellen meist ohne allzuviele Mühe ermöglichen. Andererseits würde die Existenz von mit Wasser gefüllten Zellen in tiefer gelegenen Schichten natürlich die Membranschrumpfung in keiner Weise behindern, da diese ja an den schon entleerten Zellen genügend Angriffspunkte hätte. Man wird also die durch die Schwärzung des mikroskopischen Bildes angezeigte Austrocknung als den für unsere Frage entscheidenden Zeitpunkt ansehen müssen. Die tatsächlichen Beobachtungen gehen nun, wie bereits erwähnt, vollständig auseinander. Während nach Steinbrinck die Bewegung zuerst eintritt und dann erst die Schwärzung, geben Schwendener und Brodtmann mit Bestimmtheit die Schwärzung als vorhergehend an. Ich habe daraufhin meine Untersuchungen mit doppelter Sorgfalt angestellt und vor allem darauf geachtet, dass die obersten, angeschnittenen Zellen bei der Beobachtung ausser Betracht kamen. Die Schnitte wurden zum grösseren Teil auf dem Objektträger — ohne Deckgläschen —, zum kleineren Teil auf der Nadelspitze untersucht. Die Nadel lässt sich auch ersetzen durch einen am Rande des Objektträgers festgeklebten, über diesen Rand hinausragenden, schmalen Deckglassplitter. Eine Anzahl von Objekten ergab infolge zu starken Festklebens am Objektträger, infolge ihrer Kleinheit oder wegen zu starker und gleichzeitig zu dicht aneinander gelagerter Fasern u. dergl. kein bestimmtes Resultat. Von den übrigen begann bei 4 Arten die Bewegung vor der Schwärzung, bei dem Rest, über 100 Arten, dagegen nach der Schwärzung. Bei den ersteren ist also als Bewegungsursache die Kohäsionswirkung des verdunstenden Zellsaftes anzusehen. Ob und

inwieweit noch eine Kontraktion der Zellwände eintritt, ist unerheblich; immerhin beginnt auch hier — mit Ausnahme von Polygala grandis, wo die Zellen bis zum Ende der Bewegung safterfüllt blieben — die Schwärzung der Schnitte gleich nach Anfang der Bewegung. Es wäre noch zu erwägen, ob die die Bewegung der freien Antherenklappen bewirkende Kohäsion des Füllwassers auch genügen würde, um das bei der erstmaligen Öffnung nötige Zerreissen der Naht hervorzurufen. Hierher gehören: Tacca macrantha, Polygala grandis, Sagittaria natans und Salvia officinalis. Dagegen wird bei der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Pflanzenarten die Öffnungsbewegung durch die Schrumpfung der Zellwände verursacht. Es sind dies folgende Arten:

Tulipa Gesneriana,
Hemerocallis flava,
Allium odorum,
„ fistulosum,
Lilium bulbiferum,
„ Martagon,
Funckia caudata,
Colchicum autumnale,
Gagea spec.,
Gladiolus spec.,
Saintpaulia ionantha,
Whitfieldia lateritia,
Jacobinia Pohliana,
Aphelandra aurantiaca,
Ruellia pulchella,
„ formosa,
„ Makoyana,
Strobilanthes Dickinsoniana,
Eranthemum reticulatum,
Beloperone comosa,
Pseuderanthemum tuberculatum,
Dendrobium nobile,
Octomeria juncifolia,
Phragmopedilum longifolium,
Vanda tricolor var. suavis,
Gomeza planifolia,
Paphiopedilum barbatum,
Paeonia officinalis,
Aquilegia vulgaris,
Delphinium elatum,
Aconitum Lycoctonum,
Nigella sativa,
Syringa vulgaris,
Digitalis purpurea,
Verbascum nigrum,
Chelone barbata,
Veronica longifolia,
„ Hendersoni,
Euphrasia serotina,
Tetranema mexicanum,
Lindenbergia grandiflora,
Symphytum officinale,
Atropa Belladonna,
Nicotiana rustica,
Datura Stramonium,
Physalis Alkekengi,
Schizanthus pinnatus,
Petunia nyctaginiflora,
Brunfelsia eximia,
Nepeta grandiflora,

Westringia longifolia,
Scabiosa caucasica,
Lysimachia punctata,
Reseda alba,
Potentilla atrosanguinea,
Duchesnea indica,
Nemophila maculata,
Geranium sanguineum,
Clarkia pulchella,
„ elegans,
Agrostemma Githago,
Saponaria officinalis,
Dianthus barbatus,
Amarantus melancholicus,
Impatiens cristata,
Kitaibelia Lindemuthii,
Hibiscus rosa sinensis,
Lobelia syphilitica,
Raphanus sativus,
Brassica Eruca,
Phlox Drummondi,
Begonia spec.,
Aristolochia tricaudata,
Hedychium flavescens,
Clerodendron hastatum,
„ Thomsoni,
„ Kaempferi,
Pentas lanceolata,
Ixora spectabilis,
Coprosma ligustrina,
Malpighia fucata,
Crescentia nigripes,
Sorocea Hilarii,
Oxalis rhombeo-ovata,
Correa speciosa var. major,
„ „ „ pulchella,
„ Backhousiana,
Eriostemon myoporoides var. linearifolia,
Pittosporum cornifolium,
Daphne odorum,
Gnidia carinata,
Thea japonica,
Grevillea Preissii,
„ juniperina var. sulphurea,
„ tridentifera,
Pedilanthus tithymaloides,
Brachysema lanceolatum,
Kennedya nigricans,
Pisonia Olfersiana,
Calothamnus quadrifolius var. normalis,
Thylachium panduriforme,
Erythroxylon novogranadense,
Hibbertia dentata.

Besonderes Interesse bietet Gomeza planifolia durch das Zusammenwirken von Kohäsions-Mechanismus und Membranschrumpfung. Die faserlose Antherenwand ist hier mehrschichtig und zeigt beim Austrocknen der Reihe nach folgende Vorgänge: 1. Radiale Kontraktion infolge Kohäsions-Mechanismus; 2. Schwärzung; 3. Flächenschrumpfung der tangentialen Wände. Als Objekte, bei denen Schwärzung und Schrumpfung besonders scharf getrennt waren, seien Hedychium flavescens, Clerodendron hastatum, Correa speciosa var. major, Ruellia pulchella, R. formosa, R. Makoyana,

Eranthemum reticulatum, Whitfieldia lateritia, Pisonia Olfersiana, Hibbertia dentata, Aristolochia tricaudata genannt. Bei der zuletzt Genannten fing die Schwärzung an dem Nahtende des Schnittes an und schritt langsam nach dem Konnektiv hin fort; man konnte deutlich bemerken, wie dann die einzelnen Partien, nachdem sie schwarz geworden waren, sich nach außen umbogen.

2. Die Faltung der Faserzellwände.

Auch bezüglich der Faltung der Zellwände des Endotheciums in geschrumpftem Zustande widersprechen sich die Beobachtungen. Während besonders Steinbrinck u. a. fast überall Falten sehen, behauptet Schwendener, dass in den von ihm beobachteten Fällen die Membranen auch nach der Schrumpfung straff gespannt bleiben und keine Falten bilden. Ich glaube diesen Punkt für minder wichtig halten zu sollen. Am beweiskräftigsten wäre schliesslich noch die etwaige Feststellung gespannter Membranen, da eine nachträgliche Membranschrumpfung bei Vorhandensein eines Kohäsions-Mechanismus zwar nicht unmöglich, aber doch nicht wahrscheinlich wäre. Dagegen hat schon Brodtmann darauf hingewiesen, dass Verbiegungen und Faltungen der Zellwände durch Gewebespannungen verursacht werden können, welche „durch den nicht absolut gleichen und absolut symmetrischen Bau der einzelnen Zellen und Zellschichten“, besonders natürlich durch nicht ganz gleiche Schrumpfungsfähigkeit, bedingt sind. Überdies zeigte Brodtmann, dass jedenfalls die Radialwände nicht Angriffspunkte eines Kohäsions-Mechanismus sein können, da ja jede Zellwand zwei Zellen angehöre und also zwei gleich grosse Kräfte in entgegengesetzter Richtung auf sie einwirken würden, so dass diese Kräfte sich in ihrer Wirkung gegenseitig aufheben müssten. Eine etwaige Faltung der Radialwände wäre also jedenfalls nicht auf direkte Einwirkung eines Kohäsionszuges zurückzuführen. Was nun die Faltungen der Tangentialwände — bei den meisten Formen kommt nur die Epidermalwand in Betracht — betrifft, so scheint mir für alle die Fälle, in denen sich die Fasern auf der Lokularwand vereinigen, an der Epidermalwand dagegen frei endigen, eine schöne Erklärung in einer früheren Beobachtung Steinbrincks zu liegen. Dieser fand nämlich durch Untersuchungen unter dem Polarisations-

mikroskop, dass auf der Epidermalwand die Richtung der geringsten Schrumpfung mit den Verbindungslinien der Faserenden, die der stärksten Schrumpfung mit darauf senkrechten Linien zusammenfällt. Denken wir uns der Einfachheit halber die Epidermalwand kreisförmig, so ist also die Kontraktion am stärksten in tangentialer, am schwächsten in radialer Richtung. Es wird also beim Schrumpfen entweder zur Bildung von Radialrissen — was hier nicht der Fall ist — oder zu einer Auswärts- oder Einwärtsbiegung kommen. Man kann sich das am einfachsten klar machen, wenn man aus einer Kreisfläche von Papier oder dgl. einen Kreisausschnitt — nehmen wir einmal einen solchen von 90° — entfernt und dann die Schnittränder der Fläche wieder zusammenbringt. Hier hat sich die Kreisfläche in tangentialer Richtung in unserem Falle um 25% verkürzt, während die Verkürzung in radialer Richtung viel kleiner, nämlich in diesem Falle gleich Null, war. Der Augenschein lehrt, dass die also veränderte Fläche einen Kegelmantel bildet. Nun ist freilich der Sinn der Ausbiegung noch zweideutig. Und da könnte, soweit nicht die Form der Zelle schon bestimmend ist, in der Tat durch den Kohäsionszug des schwindenden Zellsaftes die Richtung — nach dem Innern der Faserzelle zu — bestimmt werden. Ich glaube, dass diese Erklärung für die meisten Fälle, in denen wirklich eine Faltung der äusseren Faserzellwand festzustellen ist, zutreffen wird. Jedenfalls lehrt sie, dass man Faltungen der Membranen nicht ohne weiteres als Beweis für die Kohäsionstheorie ansehen darf. Im übrigen aber habe ich fast bei allen der von mir daraufhin untersuchten Arten — soweit das mikroskopische Bild deutlich war — nur ungefaltete Aussenwände der Faserzellen gefunden. Besonders schön waren die straff gespannten Aussenwände bei Allium odorum zu erkennen. Bei Papaver fanden sich zwar Verbiegungen, doch waren sie nur unbedeutend. Dagegen besitzt Salvia officinalis deutlich eingefaltete Wände, was — als Kohäsionsmechanismus gedeutet — mit dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Verhalten ja gut übereinstimmt. Ob die übrigen im vorigen Abschnitt festgestellten Kohäsions-Mechanismen gefaltete Wände besitzen, war mir leider nicht möglich zu konstatieren.

Dagegen sind die Aussenwände der Griffzellen von Grevillea juniperina var. sulphurea und auch anderer Grevillea-Arten tief

nach innen gezogen. Man kann das deswegen gut beobachten, weil die Epidermis vollständig fehlt. An einen Kohäsions-Mechanismus ist nicht zu denken, da die Bewegung mit grösster Deutlichkeit erst nach vollständiger Schwärzung der Objekte beginnt. Zur Beobachtung können wegen der fehlenden Epidermis, die gewöhnlich zu viel stören würde, nicht nur Querschnitte, sondern auch Aussen- oder Innen-Ansichten verwendet werden. Diese sind sogar von besonderer Beweiskraft, da das Endothecium einschichtig ist, mithin auch der Einwand Steinbrincks, es könnten tiefer gelegene Zellen noch mit Wasser erfüllt sein, wegfällt. Die Falten sind so stark, dass der Unterschied der Schrumpfung in tangentialer und

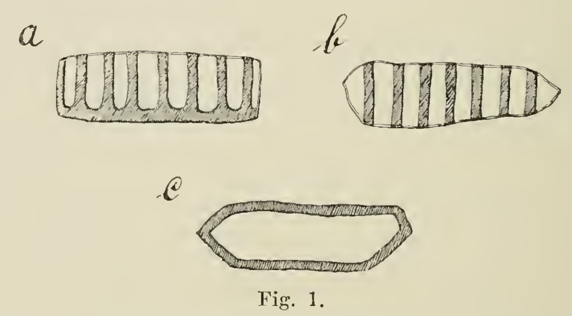


Fig. 1.
Ruellia. *a* Querschnittsansicht, *b* Aussenansicht, *c* Innenansicht. Die Verdickungen schraffiert.

in radialer Richtung zur Erklärung wohl nicht ausreicht, und man vollständigen Mangel der Kontraktionsfähigkeit annehmen muss. Dieser Mangel ist begründet in der chemischen Beschaffenheit der Wand. Da nämlich eine eigene Epidermis fehlt, so musste die äussere Wand der Faserzellschicht deren Rolle als Transpirationsschutz etc. übernehmen. Nun hängt gewöhnlich die Funktion der Epidermis im wesentlichen von der Bildung einer Cuticula und häufig auch von einer Verdickung der äusseren Membran ab. Eine Verdickung wäre hier unzweckmässig gewesen, da dadurch die Zellen ihre Bewegungsfähigkeit eingebüsst hätten. So bleibt also nur die Kutinisierung. In der Tat ergab eine Behandlung mit Jod und Schwefelsäure die charakteristische Braunfärbung, wobei es freilich unentschieden blieb, ob die Wand in ihrer ganzen Dicke kutinisiert oder mit einer Cuticula bedeckt sei. Die Kutinisierung

schliesst natürlich — bei der bekannten minimalen Wasseraufnahmefähigkeit kutinisierter Membranen — eine Quellungs- oder Schrumpfungsmöglichkeit aus. Sitz der Kontraktion sind also lediglich die Radialwände. Ein eigenartiger Fall einer eingezogenen Membran findet sich bei den Ruellia-Arten. Es handelt sich hier aber nicht um die Epidermal- sondern um die Lokular-Seite der Faserzellen. Die Fasern haben folgenden Bau. Sie verlaufen getrennt, in parallelen Bogen über Radial- und Aussenwände und vereinigen sich dann an der Kante zwischen Radialwänden und Innenwand zu einem die letztere umfassenden Rahmen. Die Innenwand selbst bleibt unverdickt (siehe Fig. 1). Beim Austrocknen rollen sich die Klappen eng nach aussen um, da die Rahmen der Innenseite natürlich wie vollständig verdickte Wände funktionieren. Dabei wird nun die Innenwand in der in Fig. 2 dargestellten Weise nach

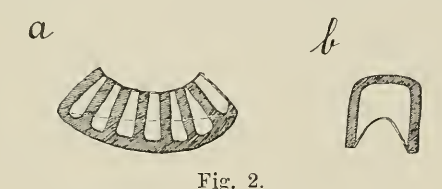


Fig. 2.

Ruellia; geschrumpfte Faserzelle.
a Querschnittsansicht (die Mittellinie der eingezogenen Lokularwand ist punktiert angedeutet), *b* Längsschnittsansicht der Mitte einer Zelle.

innen gezogen. Die Erklärung ist folgende: Die Lokularwand sucht sich, wie gewöhnlich die unverdickten Membranen der Faserzellen beim Austrocknen zu kontrahieren, und zwar am stärksten in der Längsrichtung der Zelle. Wird nun durch die Kontraktion der schrumpfenden Partien der übrigen Wände die Innenwand gebogen, so wird der starre Rahmen, vom Querschnitt gesehen, ungefähr die Form eines Kreisbogens haben, während die sich verkürzende, unverdickte Membran der Innenwand sich der kürzesten Verbindungslinie zwischen den beiden Endpunkten des Bogens, also der zugehörigen Sehne, zu nähern sucht. Am meisten wird dieser Linie selbstverständlich die der Zellachse parallele mittlere Partie der Innenwand nahekommen, während nach den befestigten Rändern zu die Lageveränderung immer geringer wird. Mit anderen Worten: die der Zellachse parallele mittlere Partie erscheint nach dem Zell-

innern eingezogen. Also auch in diesem Falle „Faltung“ der Membran ohne Kohäsions-Mechanismus. Übrigens kann man sich das Verhalten der Innenwand der Ruellia-Faserzellen leicht dadurch klar machen, dass man einen hinlänglich starken Draht in Form eines langgestreckten Rechteckes biegt und dieses mit einer der Länge nach gespannten Kautschukmembran überzieht, die man an den Rändern festklebt. Biegt man nun dieses Rechteck um seine kurze Achse, so bemerkt man genau den oben für Ruellia beschriebenen Vorgang.

3. Das fehlende „Zurückschnellen“ der austrocknenden Antherenklappen.

Bekanntlich zeigen die als Kohäsions-Mechanismen festgestellten Ringe der Farnsporangien beim Austrocknen ein eigentümliches Hinundherzucken, welches auf dem Zurückschnellen der vorher durch den Kohäsionszug zusammengebogenen, jetzt aber infolge des Risses im Füllwasser frei gewordenen Wandverdickungen in ihre ursprüngliche Lage beruht. Die Antherenklappen, die nach Steinbrinck ebenfalls als Kohäsions-Mechanismen aufzufassen wären, zeigen, wie dieser Autor selbst zugesteht, keine derartigen Schnellbewegungen. Schwendener, dessen Untersuchungen das durchaus bestätigten, hat mit Nachdruck auf diesen dunklen Punkt der Steinbrinckschen Theorie hingewiesen. Steinbrinck hat nun zur Erklärung zweierlei angeführt: 1. die gegenseitige Adhäsion der gefalteten Membranen, 2. die Starrheit der ausgetrockneten Wände. Der zweite Punkt erledigt sich dadurch, dass im Falle des Kohäsions-Mechanismus unmittelbar nach dem Auftreten des Risses im Füllwasser, also in dem Zeitpunkte, wo die elastische Spannung der Fasern ein Zurückschnellen herbeiführen müsste, die Wände ja noch mit einer Wasserschicht bedeckt sein müssen, also noch nicht ausgetrocknet sein können. Dies gibt uns auch die Grundlage zur Widerlegung des ersten Punktes.

Suchen wir uns die Form einer Faserzelle mit Kohäsions-Mechanismus in dem Augenblicke des Risses im Füllwasser vorzustellen. Durch die Kohäsionswirkung sind die unverdickten Membranteile tief nach innen gezogen und einander genähert worden.

Sie bilden also schliesslich nur mehr enge — manchmal vielleicht sehr enge (so dass man von einer „Adhäsion“ sprechen kann) — Falten, die sich nach einem etwa in der Mitte des Zelllumens befindlichen grösseren Hohlraume öffnen. Das Ganze ist vorläufig noch mit Wasser gefüllt. Nun kommt der Augenblick, wo die Kohäsion des abnehmenden Füllwassers den Zug der elastischen Fasern und den Dehnungswiderstand der dünnen Membranteile nicht mehr zu überwinden vermag. An irgend einer Stelle — nehmen wir der Einfachheit halber an, in dem grösseren Raume in der Mitte der Zelle — muss das Füllwasser zerreissen, es tritt eine Gasblase auf. Dadurch wird natürlich die Kraft, mit welcher die dünnen Membranpartien nach innen gezogen werden, schon sehr herabgesetzt. Die Blase wird grösser und erreicht schliesslich die Öffnungen der Membranfalten. Nehmen wir an, die Kohäsion des Zellsaftes hätte bisher immer noch genügt, die beiden Wände jeder Falte zusammenzuhalten. Nun aber tritt infolge weiterer Verdunstung das Wasser von den Öffnungen der Falten zurück, ein immer grösser werdendes Stück der Faltenwand wird von dem Kohäsionszuge befreit und kann nun ungehindert dem Zuge der elastischen Faser folgen. Schliesslich ist die ganze Wand auf diese Weise wieder in die frühere Lage zurückgekehrt, mit anderen Worten, es hat eine „Zuckbewegung“ stattgefunden. Man kann dagegen nicht einwenden, gleichzeitig mit dem Zurücktreten des Wassers seien auch die Wände selbst eingetrocknet und starr geworden, da ja das Austrocknen der Wände erst die Folge des Zurücktretens des Wassers ist, also ein, wenn auch kleiner, Zeitraum zwischen den beiden Vorgängen liegen muss, ein Zeitraum, in welchem eben die Wirkung des Faserzuges erfolgt. Nicht stichhaltig ist auch der Einwand, das Füllwasser sei gar kein reines Wasser, sondern eine infolge des Gehaltes an Plasmaresten bei ihrer zuletzt eintretenden Konzentration zähflüssige Masse, welche die Membranfalten verklebe. Dagegen spricht die Schnelligkeit, mit der die getrockneten Schnitte bei Wasserzusatz sich wieder entfalten. Die Auflösung eines zwischen eng aneinander gelegten Falten befindlichen Klebstoffes lässt sich damit nicht vereinbaren.

Die Erklärung des Nicht-„Zuckens“ etwaiger Antherenklappen mit Kohäsions-Mechanismus durch Adhäsion der Faltenwände ist also nicht befriedigend.

Ich komme zu den tatsächlichen Feststellungen. Ausser den im 1. Abschnitt dieses Teiles verzeichneten Arten zeigte noch eine weitere Anzahl keine Zuckbewegung. Dagegen wiesen von den vier dort verzeichneten Arten mit mutmasslichem Kohäsions-Mechanismus zwei, nämlich Tacca macrantha und Sagittaria natans, ein deutliches Zurückschnellen auf. Bei Salvia officinalis und Polygala grandis erfolgte die Öffnungsbewegung vollständig ruhig und gleichmässig. Eine genügende Erklärung hierfür vermag ich nicht zu geben, wenn man nicht eine nachträgliche Schrumpfung der Zellwände — bei Salvia natürlich nur der Radialwände — als solche ansehen will.

4. Die „elastische Schwellung“ der Ring- und U-Faserzellen?

Nach Steinbrinck wird die bei Wasserzusatz eintretende Schliessbewegung trockener Antheren hervorgerufen durch die Ausglättung der Membranfalten infolge des Zuges der elastischen Fasern, welche nun, wo die Adhäsion der Faltenwände aufgehoben ist, frei wirken können. Für Griffzellen und verwandte Zellformen ist dies ja auch — die Voraussetzungen als richtig angenommen — eine durchaus plausible Erklärung. Hier würden die Faserenden als gespannte Federn funktionieren, deren gemeinschaftlicher Fixpunkt von der Lokularwand oder deren mittlerem Teile gebildet würde. Auch für die Spiralfaserzellen wäre jene Erklärung brauchbar. Eine unlösbare Schwierigkeit scheinen mir dagegen für diese Erklärungsweise und überhaupt für die ganze Kohäsionstheorie die Ring- und U-Faserzellen zu bilden. Tatsächlich gehören auch die Faserzellen der vier Arten, für die ich auf Grund oben erwähnter Beobachtungen Kohäsions-Mechanismus annehme, nicht diesen beiden Formen an; sie besitzen vielmehr Fasern, die auf der Lokularwand verbunden sind. Es ist vielleicht nicht überflüssig, festzustellen, dass die Schliessbewegung getrockneter Antheren mit Ring- oder U-Fasern — z. B. von Datura Stramonium — bei Wasserzusatz tatsächlich erfolgt. Die Schwierigkeit ist folgende. Bei der durch den Zug des abnehmenden Zellsaftes verursachten Faltenbildung werden die Fasern einander bedeutend genähert. Soll nun durch Wasserzusatz die Öffnungsbewegung wieder rückgängig gemacht werden, so muss offenbar eine Kraft vorhanden sein, welche die

Fasern wieder auseinanderzieht. Bei den Griffzellen etc. ist diese Kraft gegeben in der elastischen Spannung der in jeder Zelle zu einem einzigen mechanischen Apparate verbundenen Fasern selbst. Bei den U-Faserzellen dagegen haben wir so viele isolierte mechanische Apparate als U-Klammern vorhanden sind; eine elastische Spannung besteht nur innerhalb jedes Apparates, nicht aber zwischen den einzelnen Klammern, und zwar steht die Ebene, in der sie die Faserenden bewegt, senkrecht zu der Richtung, in der sich die Klammern voneinander entfernen müssen. Sie ist also in der letzteren Richtung nicht wirksam, kann also weder Annäherung noch Entfernung der Klammern voneinander bewirken. Noch einfacher ist die Sachlage bei den Ringfaserzellen. Hier behalten die Fasern beim Austrocknen ihre Form vollständig bei; es erfolgt lediglich eine Annäherung der Ringe — nach der Kohäsionstheorie durch die Faltung der dazwischen liegenden Membranpartien. Da hier also von einem Spannen und Entspannen der Fasern gar nicht die Rede sein kann, so fällt jede Wirksamkeit der letzteren als Mittel zur Ausglättung der Falten fort. Es ist also jedenfalls für Ring- und U-Faserzellen die Entspannung der elastischen Fasern als Ursache der „elastischen Schwellung“ abzulehnen. Damit scheint mir überhaupt jede Möglichkeit einer Erklärung auf dem Boden der Kohäsionstheorie fortzufallen.

5. Umbiegung von Valveln mit Ringfaserzellen.

Gewöhnlich werden beim Austrocknen der Valven die Fasern einander ziemlich gleichmäßig genähert, so dass bei verschiedenem Bau von Aussen- und Innenseite die freien Enden oder Bogen der Aussenseite zusammengeneigt werden und eine Auswärtsbiegung der ganzen Klappe erfolgt, während bei gleichem Bau der Aussen- und Innenseite eine rundum gleiche Annäherung der Fasern stattfindet, so dass die Klappe sich also nicht umbiegt, sondern sich nur in der Richtung ihres Umfanges verkürzt. Die weitaus größte Mehrzahl der beobachteten Pflanzenarten verhält sich auch auf diese Weise. Bei beiden Konstruktionsformen könnten von vornherein sowohl Membranschrumpfung als auch Füllwasserkohäsion wirksam sein, und es wäre eine reine Tatbestandsfrage, ob der eine oder der andere Mechanismus vorhanden sei. Anders aber liegt

die Sache, wenn bei sonst gleichem äusseren Bau von Aussen- und Innenwand des Endotheciums, also bei gleichem Faserverlauf — Ring- oder Spiralfasern von gleicher Breite — und gleicher Wanddicke, trotzdem nicht eine Kontraktion in der Richtung der Antherenwand, sondern ein Umbiegen dieser Wand erfolgt. Hier scheint uns die Kohäsionshypothese von vornherein im Stich zu lassen, da nicht einzusehen ist, weshalb von zwei gleich gebauten Membranen die eine mehr als die andere durch den Kohäsionszug eingefaltet werden sollte. Als einziger Ausweg bliebe die Annahme einer verschiedenen Adhäsion des Füllwassers an den beiden Wänden. Aber dieser Ausweg ist trügerisch, denn angenommen, seine Voraussetzung entspräche der Wirklichkeit, so könnte er doch nichts erklären. Falls nämlich das Füllwasser die beiden Wände so weit — bis dahin natürlich gleichmässig — eingezogen hätte, dass die Adhäsion an der inneren, schwächer adhärierenden zum Festhalten derselben eben nicht mehr ausreichte, so müsste ja an eben dieser Wand das Füllwasser sich loslösen und im Zellinnern eine freie Wasserfläche bilden, wodurch die Ausübung des erforderlichen weiteren Kohäsionszuges auf die stärker adhärierende Aussenwand unmöglich gemacht würde. Die Kohäsionstheorie bietet also keine genügende Erklärung; dagegen ist die Frage vom Standpunkte der Membranschrumpfungstheorie einfach zu lösen durch die Annahme einer verschiedenen Schrumpfungsfähigkeit der Epidermal- und der Lokularwand des Endotheciums. Beobachtet wurde das beschriebene Verhalten bei Pseuderanthemum tuberculatum und besonders schön bei Whitfieldia lateritia, wo sich die Klappen förmlich nach aussen einrollten. Beide besitzen ein einschichtiges Endothecium von Ring- und Spiralfaserzellen. Die mehrschichtigen Endothecien anderer Arten mit gleichem Faserzellbau, die ein ähnliches Verhalten zeigen, gehören nicht hierher; sie werden später behandelt werden.

6. Verholzung der Fasern.

Leclerc du Sablon hat die Frage aufgeworfen, welcher Art die chemischen Strukturunterschiede der verdickten und unverdickten Wandteile der Faserzellen seien, durch welche die Verschiedenheit in der Schrumpfungsfähigkeit bedingt werde. Er glaubte, a priori die Verholzung als ein Mittel, die Kontraktionsfähigkeit

herabzusetzen, ansehen zu müssen. Versuche in dieser Richtung hat er nicht angestellt. Auf Grund jener Voraussetzung nahm Leclerc dann weiter an, dass eben der Mangel der Kontraktilität der Fasern auf deren Verholzung zurückzuführen sei, während die kontraktilen, dünnen Wandpartien im Gegensatz dazu aus reiner Zellulose bestehen sollten. Leclercs Abhandlung gibt keinen Anhaltspunkt darüber, ob er diesbezügliche Versuche angestellt hat, — es scheint wohl nicht. Ich habe deshalb einige Arten mittels der Phloroglucin-Salzsäure-Probe auf die Verholzung hin untersucht.

Ich muss hier bemerken, dass ich eine etwaige Verholzung der Fasern durchaus nicht als einen Beweis für den einen oder den andern der in Frage stehenden Mechanismen halte. Denn es ist ja einerseits noch sehr die Frage, ob durch eine Verholzung überhaupt die Schrumpfungsfähigkeit vermindert wird, und andererseits könnte auch bei einem Kohäsions-Mechanismus die Verholzung infolge einer etwa durch sie hervorgerufenen grösseren Festigkeit der Fasern sehr wohl eine Rolle spielen. Ich glaubte aber, diesen Punkt hier behandeln zu sollen, da einmal auch die chemische Wandstruktur doch nicht ganz ohne Einfluss auf die Formveränderungen des Gewebes sein kann, gleichgültig durch welche Ursachen die letzteren hervorgerufen seien, ferner aber eine Unterbringung im folgenden, letzten Teil, der die Konstruktionsformen behandeln soll, nicht wohl möglich war.

Von den untersuchten Arten schien Lobelia syphilitica vollständig unverholzte Fasern zu haben. Eine schwache Rötlichfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure zeigten Sagittaria natans und Geranium sanguineum. Auch bei Gagea und Euphrasia serotina war die Verholzung nicht besonders stark. Starke Verholzung wiesen Grevillea juniperina var. sulphurea, Gr. tridentifera, Tacca macrantha, Salvia officinalis, Polygala grandis auf. Besonders die Fasern von Grevillea und von Tacca färbten sich tief rotviolett. Eine grosse Schwierigkeit bot die Untersuchung des Verhaltens der unverdickten Zellhautteile. Diese bieten infolge ihrer Zartheit nur selten eine Durchschnittsansicht dar, und eine etwaige von der Fläche aus gesehene geringe Färbung konnte leicht von tiefer gelegenen, gefärbten Fasern herrühren. Es scheint mir indes, als ob immer nur die Fasern die Verholzungsreaktion gezeigt hätten.

Jedenfalls ist sicher, dass in allen beobachteten Fällen Epidermis und Tapete vollständig unverholzt sind. Dieser Gegensatz zwischen dem Endothecium und den übrigen Bestandteilen der Antherenwand lässt doch wohl darauf schliessen, dass die Verholzung der Fasern eine in der Funktion der Faserzellschicht begründete Bedeutung hat. Diese braucht, wie ich bereits oben hervorhob, durchaus nicht in einer Herabsetzung der Quellbarkeit zu bestehen — ein Teil der untersuchten Arten gehört ja zu den Pflanzen, für deren Antherenöffnung wir oben die Wirksamkeit eines Kohäsions-Mechanismus angenommen haben.

Dritter Teil.

Mechanismen und Konstruktionsformen.

Wenn wir die überaus mannigfaltigen Formen und Mechanismen des Antheren-Bewegungsgewebes klassifizieren wollen, so ergeben sich ohne weiteres drei grosse Gruppen, nämlich: A. Antheren ohne besonderes Bewegungsgewebe; B. Kohäsions-Mechanismen; C. Membranschrumpfungs-Mechanismen. Am schärfsten ist der Gegensatz der ersten zu den beiden übrigen Gruppen, während diese zwar physiologische, kaum aber anatomische Unterschiede zeigen. Weitaus die grosse Mehrzahl der beobachteten Öffnungsapparate gehört den Membranschrumpfungs-Mechanismen an.

A. Antheren ohne besonderes Bewegungsgewebe.

Die hierher gehörigen Antheren sind charakterisiert durch den Mangel an Fasern und eine Membranschrumpfung, welche die anderer Pflanzengewebe nicht oder nur wenig übertrifft. Im Zusammenhang damit steht, dass der durch Zerreissen der Klappennaht gebildete Spalt sich nur unmerklich erweitert. Hier sind anzuführen: Thunbergia laurifolia, Th. mysorensis und Guichenotia

ledifolia. Bei der letzteren erstreckt sich der Spalt nur bis beinahe zur Hälfte der Antherenlänge. Übrigens ist das Fehlen der Fasern — wenigstens bei Thunbergia — nicht etwa nur als ein Unterbleiben der Faserbildung in der betreffenden Zellschicht aufzufassen, sondern es fehlt überhaupt eine dem Endothecium entsprechende Zellschicht, die Antherenwand besteht nur aus zwei Schichten, von denen die äussere eine typische Epidermis, die innere eine typische Tapete darstellt.

Etwas anders liegt die Sache bei Gomeza planifolia. Auch hier fehlen die Fasern vollständig, aber es ist schon eine ganz merkliche Kontraktion vorhanden, die nach meinen Messungen ca. 8 % beträgt. Bemerkenswert ist die Art der Schrumpfung, da sie ein Nacheinanderwirken von Kohäsions-Mechanismus und Membranschrumpfung erkennen lässt. Die Antherenwand ist nämlich vielschichtig, und wenn man nun einen Querschnitt unter dem Mikroskop austrocknen lässt, so bemerkt man zuerst, während er noch völlig wassererfüllt ist, eine starke Kontraktion in radialer Richtung. Diese kann offenbar nur durch den Kohäsionszug bewirkt sein. Dann folgt die Schwärzung des Querschnitts und dann erst beginnt die oben zu 8 % angegebene Tangentialschrumpfung.

Interessant ist Gomeza planifolia noch dadurch, dass die Valveln nicht wie gewöhnlich mit dem Konnektiv zusammen geschlossene Fächer bilden. Jede Valvel hängt vielmehr nur mit der einen Seite mit dem Konnektiv zusammen, die andere ist in einer rinnenförmigen Vertiefung der Columna an dieser festgewachsen, und in dieser Rinne wird auch die Zerreissungsnaht gebildet. Eine genauere Untersuchung dieser Verhältnisse wäre zu wünschen.

Bei Eschscholtzia californica sind schon Spuren von Fasern zu finden. Epidermal- und Lokularwand sind freilich vollständig faserfrei. Dagegen gibt es auf den radialen Wänden häufig radial verlaufende Verdickungsstreifen, deren sehr verschiedene Stärke und unregelmässige Lage sie aber von den Fasern gewöhnlicher Endotheciumzellen unterscheidet. Dem Bau entsprechend ist die Schrumpfung nicht sehr bedeutend; sie erfolgt nach Entleerung des Füllwassers, ist also Membranschrumpfung.

Einen Schritt weiter bei dem Übergange zu den faserzelligen Antheren stellen jene Pflanzen dar, die zwar ein ausgebildetes Endothecium besitzen, aber nicht in der *ganzen* Antherenwand,

sondern nur in einer grösseren oder kleineren Partie derselben. Derartig gebaut sind Crescentia nigripes, Beloperone comosa und Euphrasia serotina, die im übrigen eine ganz verschiedene Konstruktion besitzen. Bei Crescentia nigripes besitzt nur der dem Konnektiv benachbarte Klappenteil ein — und zwar sehr stark (siehe unten) ausgebildetes — Endothecium, während dieses der an der Naht gelegenen Hälfte fehlt. Euphrasia serotina weist eine andere Verteilung auf, welche schon äusserlich an der Art der Öffnung bemerklich ist. Die Anthere springt der ganzen Länge nach mittels eines Risses auf. Dann aber entfernen sich nicht, wie das gewöhnlich der Fall ist, die ganzen Valveln mit ihren Rändern voneinander, sondern nur die der Spitze zu gelegenen Teile bis etwa zur halben Länge der Anthere. Der andere Teil bleibt ziemlich unbeweglich — eher biegt er sich noch etwas nach einwärts. Die mikroskopische Untersuchung lässt die Ursache dieses Verhaltens erkennen. Der nach der Spitze zu gelegene Teil ist nämlich der ganzen Breite nach mit Ringfaserzellen versehen, welche die Bildung der breiten Öffnung erklären. Dem anderen Teil fehlen die Faserzellen fast ganz, er bleibt infolgedessen unbeweglich. Nur der Naht entlang geht ein Streifen von Querringfaserzellen, deren Funktion offenbar in der Bildung des Risses besteht. (Weiteres über Euphrasia siehe unten.)

B. Kohäsions-Mechanismen.

Über die Kohäsions-Mechanismen als solche ist hier nicht viel mehr zu sagen. Sie unterscheiden sich im Bau nicht prinzipiell von den Membranschrumpfungs-Mechanismen und können daher bei der Besprechung der dort vorkommenden Konstruktionsformen mitbehandelt werden. Alle vier Arten gehören zu den Formen, deren Fasern sich auf der Lokularwand vereinigen. Dass nur bei dieser Konstruktion (— wenn man von den Spiralfasern absieht —) ein Kohäsions-Mechanismus (— oder besser gesagt eine „elastische Schwellung“ —) möglich ist, wurde bereits oben gezeigt. Polygala grandis hat Griffzellen, bei den drei übrigen gehen die Fasern auch über die Aussenseite.

C. Membranschrumpfungs-Mechanismen.

1. Bewegungsapparat ohne Fasern.

Wie Steinbrinck in einer seiner früheren Arbeiten dargelegt hat, kommt in dem Faserverlauf der Endotheciumzellen der innere Bau der Wand — in bezug auf Quellungsfähigkeit etc. — zum Ausdruck. Bei anderen Pflanzengeweben, z. B. den dynamischen Zellen der Trockenfrüchte, machen sich die Strukturverhältnisse der Wand auf andere Weise, nämlich durch Streckung der Tüpfel, äusserlich bemerkbar. Ein solcher Bau kommt auch in einem einzigen Falle bei Antheren vor. Die Antherenwand von Epacris hybrida (siehe Fig. 3) besteht aus zwei Zellschichten. Die

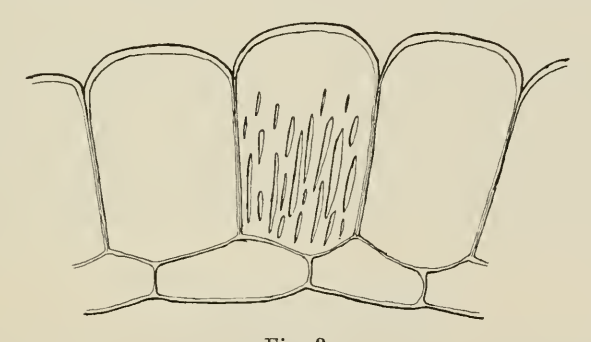


Fig. 3.
Epacris hybrida. Querschnitt.

Zellen der inneren Schicht sind klein und flach; dagegen sind die der äusseren gross und in radialer sowie auch etwas in der Längsrichtung der Anthere gestreckt. Ihre radialen Wände sind zum Teil nicht verwachsen und bilden starke, nach aussen vorspringende Kuppen. Sie sind ebenso wie die Aussenwand verdickt, und zwar der unverwachsene Teil etwas stärker. Soweit nun die Radialwände miteinander verwachsen sind, besitzen sie zahlreiche grosse und in radialer Richtung langgestreckte Tüpfel. Nach den an Perikarpien gemachten Erfahrungen liegt bei solchen Wänden die Richtung der grössten Schrumpfung senkrecht, die der geringsten parallel zu der Richtung der Tüpfel. Am geringsten schrumpft also jede Zelle in radialer Richtung, in der ja eine stärkere Kon-

traktion überflüssig ist, am stärksten in tangentialer und longitudinaler Richtung. Nun bleibt aber zu beweisen, dass diese getüpfelten Zellen tatsächlich Träger der etwa 45 % in tangentialer Richtung betragenden Kontraktion sind. Dass eine Kohäsionswirkung nicht statt hatte, ging aus dem Verhalten sehr dünner Querschnitte hervor. Durch genaue Beobachtung von beiden Seiten wurde festgestellt, dass keine Zelle des Schnittes unverletzt war. Trotzdem erfolgte beim Austrocknen eine sehr merkliche Schrumpfung. Dass diese nicht ganz so gross war wie bei stärkeren Schnitten, ist darauf zurückzuführen, dass an mehreren Zellen beide horizontalen Radialwände fehlten. Die Bewegung ging selbstverständlich erst nach der Schwärzung der Schnitte vor sich. Kohäsions-Mechanismus ist also ausgeschlossen, und es fragt sich nur noch, ob nicht etwa die innere Zellschicht die Kontraktion bewirke. Dies erledigt sich einfach durch die Beobachtung, dass beim Schrumpfen die Wände der letzteren gefaltet werden. Damit ist der Beweis erbracht, dass die getüpfelten Wände wirklich die Kontraktion hervorrufen. Übrigens erwiesen sich diese Wände bei der Phloroglucin-Salzsäure-Probe als unverholzt, was ein weiteres Argument für die Ansicht, dass kontraktile Membranen unverholzt bleiben, wäre.

2. Beteiligung der Epidermis.

Die Untersuchungen von Schinz, Schrodt u. a. haben ergeben, dass die Epidermis sich bei der Öffnungsbewegung der Antheren durchaus passiv verhält. Für gewöhnlich trifft das zweifellos zu; eine Ausnahme macht indessen hierin die schon mehrfach erwähnte Euphrasia serotina. Wir haben bereits gesehen, dass bei dieser Art das Endothecium der Hauptsache nach auf die Spitze der Anthere beschränkt ist und von hier aus nur in zwei schmalen Streifen die Naht entlang geht. Die Folge dieser Anordnung ist, dass die Anthere nur in der nach der Spitze gelegenen Hälfte sich öffnet. Da nun die Fasern des Endotheciums Ringfasern sind, so müsste ein Querschnitt durch diesen Teil in getrocknetem Zustande normalerweise ungefähr die Form eines flachen Kreisbogens haben (Fig. 4 a). In Wirklichkeit zeigt aber der Querschnitt eine dreifache Krümmung, etwa wie ein Kreisbogen, den man in der Mitte von aussen eingedrückt hat (Fig. 4 b). Offenbar hat also hier eine

Kraft mitgewirkt, welche die beiden Hälften des Querschnittes nach aussen umgebogen hat. Man könnte vielleicht analog anderen Fällen an eine verschieden grosse Kontraktionsfähigkeit der inneren und der äusseren Wand des Endotheciums denken. Aber dann müsste doch der Schnitt gleichmässig nach aussen umgebogen sein, während ja hier zwei normal nach innen gekrümmte Hälften einander

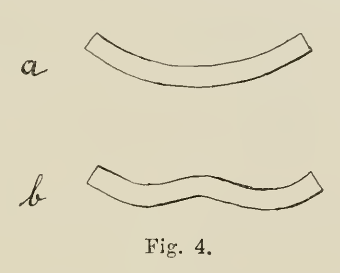


Fig. 4.

nach aussen zu genähert sind. Die Aufklärung finden wir, wenn wir die Struktur der Epidermiswände näher betrachten (s. Fig. 5). In der Mitte des Schnittes finden wir nämlich die Radialwände und auch die Aussenwände ganz ausserordentlich stark verdickt, so dass das Zelllumen ziemlich klein ist. Nach den Rändern des Schnittes zu werden diese Verdickungen immer dünner, und an der

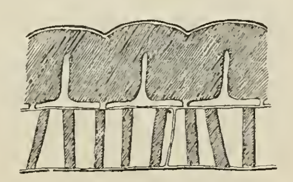


Fig. 5.
Euphrasia serotina. Querschnitt.

Naht sind die Epidermiszellen zwar immer noch derbwandig, aber sonst ganz normal. Diese Anordnung geht von der Spitze aus ungefähr so weit, als das Endothecium die ganze Breite der Antherenwand einnimmt. Weiter unten sind die Epidermiszellen normal. Jene Verdickungen der Radialwände schrumpfen in der Dicke beim Austrocknen um ca. 44 %. Da die Verdickungen nun fast das ganze Zelllumen einnehmen, so muss durch die Schrumpfung eine starke Näherung der Radialwände selbst bewirkt werden, eine

Bewegung, die dann in der beschriebenen Krümmung des mittleren Teiles der Antherenwand, der am meisten verdickte Epidermiswände besitzt, zutage tritt. Ein Versuch mit Phloroglucin und Salzsäure ergab auch hier, dass zwar die Fasern des Endotheciums, nicht aber die Verdickungen der Epidermiswände verholzt sind.

3. Die Faserzellen als alleiniger Bewegungsapparat; einschichtige und mehrschichtige Endothecien.

Die hierher gehörigen Formen bilden die Regel bei den Angiospermenantheren; sie sind zum grossen Teil schon von früheren Autoren gekannt und beschrieben worden. Auch die Beziehungen zwischen Form und Funktion sind grossenteils schon früher aufgedeckt worden. Alle diese Formen sind durch mannigfaltige Übergänge miteinander verbunden, zum Teil kommen sogar in derselben Antherenwand ganz verschiedene Konstruktionen mit ihren Übergängen zur Ausbildung. Für die Betrachtung müssen wir unterscheiden zwischen einschichtigen und mehrschichtigen Endothecien. Bei den letzteren gründet sich die Art der Bewegung meist auf einen Gegensatz zwischen den verschiedenen Schichten, bei den ersteren rein auf die Form und Wandbeschaffenheit der einzelnen Faserzellen. Hierbei kann die Art der Bewegung verschieden sein, je nachdem ein Gegensatz zwischen Epidermal- und Lokularwand besteht oder nicht. Wir betrachten zuerst den letzteren Spezialfall.

4. Einschichtiges Endothecium; Aussen- und Innenwand gleich gebaut.

Die Faserzellen mit gleicher Ausbildung der Aussen- und der Innenwand werden — gleiche Kontraktionsfähigkeit aller unverdickten Membranteile vorausgesetzt (siehe übrigens Teil II dieser Arbeit) — sich auch auf beiden Seiten um gleiche Prozente verkürzen. Eine Biegung nach der einen oder anderen Richtung wird nicht stattfinden, weder eine solche der einzelnen Zelle noch auch der ganzen Klappe. Denken wir uns also auf dem Querschnitt die Zellen im Kreise angeordnet, wie es ungefähr der Wirklichkeit entspricht, so erfolgt die Kontraktion in der Linie des Kreisumfanges, der kontrahierte Querschnitt bildet statt eines ganzen Kreisumfangs nur mehr einen Kreisbogen. Zwei Formen

sind derartig ausgebildet, die Spiralfaserzellen und die Ringfaserzellen mit rundum gleich dicken Ringen. Beide Formen zeigen keinen wesentlichen Unterschied in der Art der Bewegung. Sie kommen infolgedessen auch häufig bei derselben Anthere zusammen vor. Ausschliesslich oder vorwiegend Spiralfasern besitzen:

Symphytum officinale,	Clarkia pulchella,
Oenothera biennis,	Clarkia elegans,
Potentilla atrosanguinea,	Amarantus melancholicus,
Tropaeolum majus,	Dianthus barbatus,

Oxalis rhombeo-ovata.

Die Faserzellen der beiden Clarkia-Arten sind zweispiralig, die von Oenothera biennis und Symphytum officinale einspiralig, die von Potentilla atrosanguinea dreispiralig; bei den übrigen war die Anzahl der Spiralen nicht genau festzustellen. Clarkia pulchella wies auch vereinzelte U-Klammer- und Griffzellen auf.

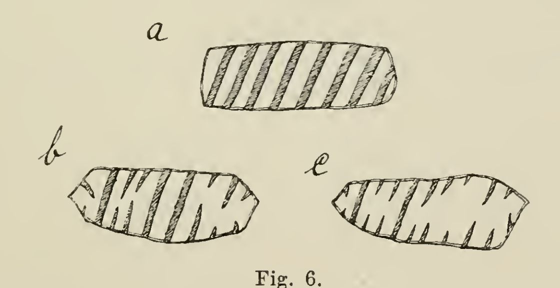


Fig. 6.

Duchesnea indica. *a* Querschnitt, *b* Innenansicht, *c* Aussenansicht.

Einen Übergang nach den Faserzellen mit verschieden gebauter Innen- und Aussenwand stellen die Faserzellen von Duchesnea indica dar (siehe Fig. 6). Die Fasern bilden hier der Anlage nach auch Spiralen, aber diese gehen nur auf den Radialwänden immer vollständig durch. Auf der Epidermal- und der Lokularwand sind sie dagegen häufig unterbrochen, und zwar auf der Aussenwand öfter als auf der Innenwand. Die letztere besitzt also weniger kontraktionsfähige Membranfläche als die erstere, und die Folge ist eine Auswärtsbiegung der Antherenklappe beim Austrocknen. Immerhin bleibt diese Biegung ziemlich gering.

Ringfasern, zum Teil mit Spiralfasern, zum Teil auch mit U-Klammern zusammen, besitzen:

Ruta graveolens,
Borago officinalis,
Jacobinia Pohliana,
Aphelandra aurantiaca,
Pittosporum bracteolatum,
Agathosma lanceolata,
Phragmopedilum calurum,
Phragmopedilum longifolium,
Corokia Cotoneaster,
Reseda alba.

Anastomosen und Übergänge nach Sternfiguren auf der Innenseite kommen bei Pittosporum bracteolatum und Phragmopedilum longifolium vor. Bei Jacobinia Pohliana ist ein Streifen längs der Naht ohne Faserzellen. Aphelandra aurantiaca zeichnet sich durch stark in das Zelllumen vorspringende Fasern aus (siehe Fig. 7).

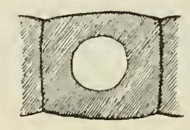


Fig. 7.
Faserzelle von Aphelandra aurantiaca. Längsschnittsansicht.

5. Einschichtiges Endothecium; Übergänge und U-Klammern.

Denkt man sich an Ringfasern den auf der Epidermalwand liegenden Teil immer schmäler werdend und endlich ganz verschwindend, so wird offenbar in gleichem Masse die zwischen den Ringen liegende, kontraktionsfähige Membranfläche auf der Epidermalwand zunehmen, während sie auf der Lokularwand sich gleichbleibt. Es wird sich also beim Austrocknen die Aussenwand stärker zusammenziehen als die Innenwand, was eine Umbiegung der Antherenklappe zur Folge hat. In der Tat kommt diese Faseranordnung in allen Übergängen von der Ringfaser bis zu der auf der Aussenwand faserfreien U-Klammer vor. Doch brauchen nicht alle Fasern derselben Zelle sich gleichmässig zu verschmälern, häufig geht ein Teil der Fasern über die Aussenseite hinüber, während die anderen mit Spitzen an den Aussenkanten endigen (siehe Fig. 8). Von Arten, deren Fasern auf der Aussenwand verschmälert sind oder teilweise nicht durchgehen, sind zu erwähnen:

Agrostemma Githago,
Saponaria officinalis,
Pentas lanceolata,
Correa speciosa var. major,
Correa speciosa var. pulchella,
Correa Backhousiana,
Brachysema lanceolatum,
Goethea strictiflora.

Den eigentlichen Ringfaserzellen am nächsten stehen die Faserzellen der Correa-Arten, während bei Pentas lanceolata schon die meisten Fasern U-Klammern bilden. Correa Backhousiana besitzt nach dem Konnektiv zu zahlreiche Spiralfaser-

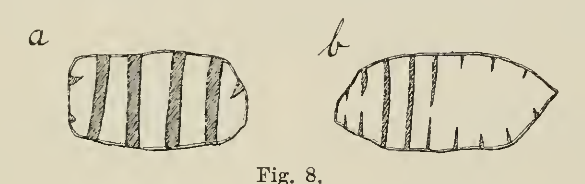


Fig. 8.

Goethea strictiflora. *a* Innenansicht, *b* Aussenansicht.

zellen. Bei Agrostemma Githago und Saponaria officinalis gehen die Fasern in der Nähe des Konnektivs häufiger auf der Aussenseite durch als nach der Naht zu. Brachysema lanceolatum zeigt Anastomosen auf der Innenwand, also Übergänge nach später zu besprechenden Formen.

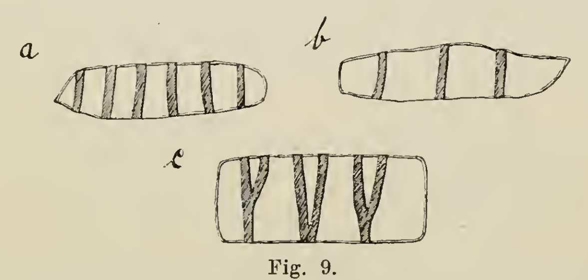


Fig. 9.

Matthiola annua. *a* Aussenansicht, *b* Innenansicht, *c* Querschnittsansicht.

Eine eigenartige Umkehrung der eben behandelten Formen findet sich bei einigen Cruciferen (siehe Fig. 9). Hier verlaufen die Fasern auch parallel über die Aussenseite, aber dann anastomosieren sie gewöhnlich unter einem spitzen Winkel paarweise auf den Radialwänden oder an den Innenkanten. Die Zahl der Fasern ist also auf der Innenwand geringer als auf der Aussenwand und

die schrumpfende Membranfläche dementsprechend grösser. Die Folge davon ist eine Einwärtsbiegung oder vielmehr eine Einwärtsrollung. Dass damit der zu erzielende Zweck auch erfüllt wird, ist klar. Es gehören hierher:

Matthiola annua,	Brassica Eruca,
Raphanus sativus,	Hesperis matronalis.

Bei Hesperis matronalis ist der Unterschied zwischen Aussen- und Innenseite etwas geringer als bei den übrigen.

U-Klammern besitzen folgende Arten:

Ornithogalum,	Sorocea Hilarii,
Allium odorum,	Jasminum nudiflorum,
Allium fistulosum,	Boronia megastigma,
Anthericum ramosum,	Sophora tetraptera,
Veronica longifolia,	Gagea,
Dipsacus silvestris,	Plagianthus discolor,
Malpighia fucata,	Pittosporum cornifolium.
Lindenbergia grandiflora,	

Bei Jasminum nudiflorum und Boronia megastigma konnte ich vereinzelte Ring- und Spiralfasern feststellen, bei Boronia an den Enden der Anthere auch Griffzellen. Durch Anastomosierung der Fasern auf der Innenseite nähern sich die Formen den Griff-

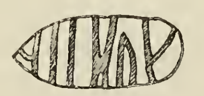


Fig. 10.
Lindenbergia grandiflora.
Innenansicht.

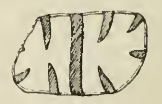


Fig. 11.
Plagianthus discolor.
Innenansicht.

zellen, so bei Ornithogalum, Veronica longifolia, Gagea, Lindenbergia grandiflora (siehe Fig. 10), Sophora tetraptera, Plagianthus discolor. Bei dem letzteren vereinigen sich die Fasern auf der Innenseite zum Teil zu richtigen Sternfiguren, oder sie verlaufen getrennt, oder sie endigen zum grössten Teil blind (siehe Fig. 11). Bei Sophora tetraptera und noch mehr bei Schizanthus pinnatus

finden sich vollständige Mischformen, indem nicht nur die Fasern auf der Innenseite zum Teil anastomosieren, sondern auch teilweise über die Aussenwand hinübergehen (siehe Fig. 12). Diese auf der Aussenwand gelegenen Teile pflegen aber schmäler zu sein. Schizanthus pinnatus hat auch vereinzelte Spiralfasern.

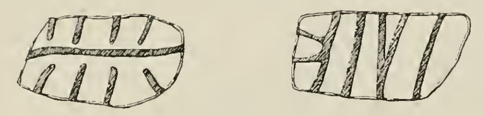


Fig. 12.
Schizanthus pinnatus. Innenansichten.

6. Einschichtiges Endothecium; Übergänge und Griffzellen.

Wenn die Anastomosen der U-Klammern auf der Innenseite häufiger und inniger werden, und die Fasern statt parallel zueinander radial von der Mitte der Lokularwand verlaufen, dann ergibt sich eine neue Konstruktionsform, die „Griffzelle" Schinz'. Griffzellen und U-Klammerzellen kommen häufig in derselben Antherenwand vor und sind durch zahlreiche Übergangsformen miteinander verbunden. Gewöhnlich befinden sich die Griffzellen in der Nähe der Dehiszenzlinie und bilden sich dann nach dem Konnektiv zu sukzessive in U-Klammerzellen um. Die Übergangsformen

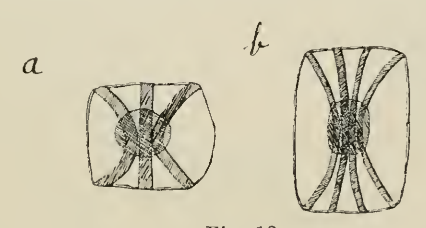


Fig. 13.
a Coleus thyrsoideus. *b* Scabiosa caucasica. Innenansichten.

sind verschieden, je nachdem in ihrer Konstruktion mehr die Vereinigung der Fasern oder die radiale Anordnung betont ist. Im ersteren Falle sind die Fasern auf der Innenwand einander noch mehr oder weniger parallel, meist nach der Mitte eingebogen, aber durch eine Zelluloseplatte fest verbunden. Als Beispiele seien Coleus thyrsoideus und Scabiosa caucasica angeführt (s. Fig. 13).

Während hier die Vereinigung der Fasern das beherrschende Prinzip war, ist bei der anderen Hauptübergangsform die radiale Anordnung auf Kosten der gänzlichen Vereinigung in den Vordergrund gestellt. Sehr häufig bilden die Fasern auf der Lokularwand ungefähr die Radien zweier Halbkreise, welche aber unter sich getrennt sind (s. Fig. 14). Bei manchen Formen ist man sich im un-

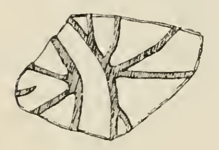


Fig. 14.
Hibiscus rosa-sinensis.
Innenansicht.

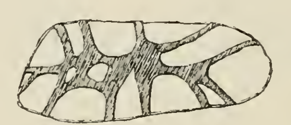


Fig. 15.
Lilium bulbiferum.
Innenansicht.



Fig. 16.
Verbascum nigrum.
Innenansicht.

klaren, ob man sie als anastomosierende U-Klammern oder als etwas auseinander gereckte Griffzellen auffassen soll; siehe z. B. Fig. 15.

Bei den typisch ausgebildeten Griffzellen können die Fasern entweder sich einfach radienförmig schneiden, oder sie können an dem Ort ihrer Vereinigung eine mehr oder minder grosse Verdickungsplatte bilden. In beiden Fällen ist der Gegensatz bezüglich der Kontraktionsfähigkeit zwischen Aussen- und Innenwand noch

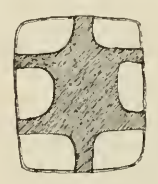


Fig. 17.
Aquilegia vulgaris. Innenansicht.

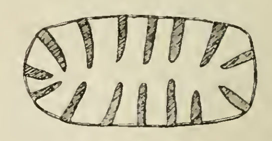
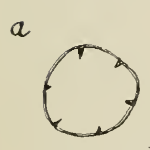


Fig. 18.
Lilium bulbiferum. Aussenansicht.

bedeutend grösser als bei den U-Klammerzellen, die Innenwand ist infolge der radialen Anordnung der Fasern ja fast vollständig starr geworden. Eine typische „Sternfigur“ ohne Zelluloseplatte bilden die Fasern der flachen Zellen von Verbascum nigrum (siehe Fig. 16). Durch grosse, manchmal fast die ganze Wand bedeckende Zelluloseplatten zeichnen sich aus: Aristolochia tricaudata, Calothamnus quadrifolius var. normalis, auch Aquilegia vulgaris etc. (siehe Fig. 17). Das Endothecium besteht aus Griffzellen bei:

Aquilegia vulgaris,
Aconitum Lycoctonum,
Verbascum nigrum,
Nepeta grandiflora,
Lilium Martagon,
Lilium bulbiferum,
Campanula rapunculoides,
Ononis arvensis,
Impatiens cristata,
Kitaibelia Lindemuthii,
Phlox Drummondi,
Aristolochia tricaudata,
Tetranema mexicanum,
Thea japonica,
Grevillea Preissii,
Grevillea juniperina var. sulphurea,
Grevillea tridentifera,
Pisonia Olfersiana,
Calothamnus quadrifolius var. normalis,
Polygala grandis,
Gnidia carinata.



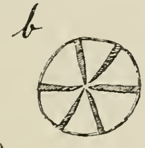
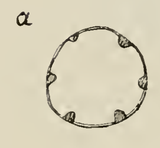


Fig. 19.
Impatiens cristata. *a* Aussenansicht, *b* Innenansicht.



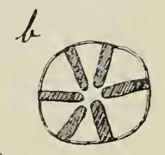


Fig. 20.
Grevillea. *a* Aussenansicht, *b* Innenansicht.

Bei manchen Arten, z. B. Lilium bulbiferum ist die Zahl der ausstrahlenden Fasern eine grosse, bei andern gering, z. B. die Sternfiguren von Nepeta grandiflora bestehen nur aus vier Faserstrahlen. Während z. B. bei Lilium bulbiferum die Fasern weit auf die Aussenseite übergreifen (siehe Fig. 18), gehen sie bei anderen Arten nicht oder fast nicht über die Aussenkanten hinaus,



Fig. 21.
Campanula rapunculoides. Innenansicht.

z. B. bei Impatiens cristata (siehe Fig. 19a). Auf der Innenseite laufen die Fasern von Impatiens cristata nicht vollständig zusammen (Fig. 19b). Ähnlich gebaut sind die Faserzellen der Grevillea-Arten (Fig. 20). Campanula rapunculoides besitzt in der Mitte der inneren Faserzellwand eine Zelluloseplatte, über die aber die Fasern noch eine Strecke weit hinüberlaufen (Fig. 21). Vereinzelte

U-Klammerzellen und Übergänge zu ihnen finden sich noch bei: Lilium Martagon, Kitaibelia Lindemuthii, Thea japonica, Pisonia Olfersiana, Gnidia carinata. Die radialen Fasern von Aristolochia tricaudata sind an der Innenkante breit und laufen nach der Aussenkante allmählich spitz zu. Die Griffzellen von Tetranema mexicanum sind radial langgestreckt. Hibiscus rosasinensis hat am Konnektiv auch Spiralfasern.

Besonderes Interesse beansprucht die Anthere von Polygala grandis. Chodat[1] gibt an, dass sie sich an einem Ende durch einen sichelförmigen Querriss öffne, der eine später zu resorbierende, lippenförmige Klappe umgrenze. Das ist indes nicht richtig; die Öffnung erfolgt vielmehr durch einen Längsriss, der sich von der Spitze bis zu etwa 1/3 der Antherenlänge erstreckt. Das Endothecium beschränkt sich aber nicht wie bei Euphrasia serotina auf den auseinanderklappenden Teil, sondern es ist in der ganzen Ausdehnung der Wand vorhanden. Es besteht aus typischen Griffzellen. Beim Austrocknen ist die Bewegung folgende: die beiden Klappen öffnen sich, und der ganze auseinandergeklappte Antherenteil biegt sich scharf von der porenähnlichen Öffnung zurück. Der ganze Rand der Öffnung wird nach aussen gebogen, wodurch offenbar ein Verschluss verhütet wird; dagegen wird die übrige Antherenwand einwärts gewölbt und damit der Pollen aus der Öffnung herausgepresst. Das untere Ende der Anthere wird der Öffnung genähert, womit ein weiteres Herausdrängen des Pollens verbunden ist. Alle diese Bewegungen lassen sich leicht aus der Griffzellform herleiten. Im unteren, geschlossenen Antherenteil sind die Griffzellen etwas in die Länge gestreckt. Wie bereits oben angegeben, ist bei Polygala grandis ein Kohäsionsmechanismus wirksam.

Griffzellen finden sich im allgemeinen dort, wo die Bewegung nicht nur in der Quer-, sondern auch in der Längsrichtung vor sich gehen soll.

7. Einschichtiges Endothecium; Bankzellen.

Wenn wir uns die Zelluloseplatte mancher Griffzellen so weit ausgedehnt denken, dass schliesslich die ganze Innenwand verdickt erscheint, so erhalten wir einen weiteren Faserzelltypus, den Schinz

[1] Bei Engler, Natürliche Pflanzenfamilien, III, 4, S. 327.

als „Bankzelle“ bezeichnet hat. Der Name passt besonders gut für die langgestreckten Formen dieser Art. Bei Strobilanthes Dickinsoniana ist noch eine Annäherung an die Griffzellform vorhanden, indem die Partien zwischen den Ansatzstellen der Fasern der Radialwände unverdickt bleiben (Fig. 22). Am Konnektiv kommen bei Strobilanthes sehr kräftige, auf der Innenseite getrennt verlaufende, also U-Fasern vor. Bei den typischen Bankzellen fehlen auch jene letzten Reste unverdickter Membran, dafür pflegt die

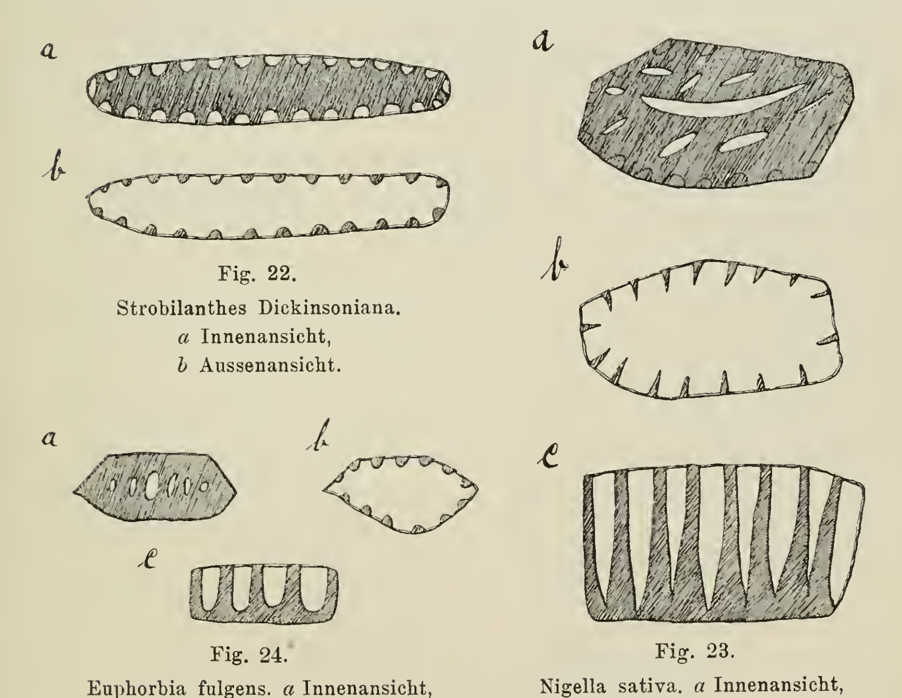


Fig. 22.
Strobilanthes Dickinsoniana.
a Innenansicht,
b Aussenansicht.

Fig. 23.
Nigella sativa. *a* Innenansicht,
b Aussenansicht, *c* Querschnittsansicht.

Fig. 24.
Euphorbia fulgens. *a* Innenansicht,
b Aussenansicht, *c* Quersschnittsansicht.

ganz verdickte Innenwand aber getüpfelt zu sein. Die Fasern sind aussen gewöhnlich ganz schmal und werden nach innen zu immer breiter, bis sie an der Innenkante gar keinen Raum mehr zwischen sich lassen und schliesslich gar verschmelzen.

Bankzellen haben:

Strobilanthes Dickinsoniana,
Nigella sativa (Fig. 23),
Euphorbia fulgens (Fig. 24),
Delphinium elatum,

Pedilanthus tithymaloides (Fig. 25),

Callistemon lanceolatus var. fulgens,

Erythroxylon novogranadense.

Erythroxylon novogranadense hat am Konnektiv Bankzellen, an der Dehiszenzlinie Ringfaserzellen; dazwischen befinden sich alle möglichen Zwischenstufen (Fig. 26), indem sich nach der Naht zu

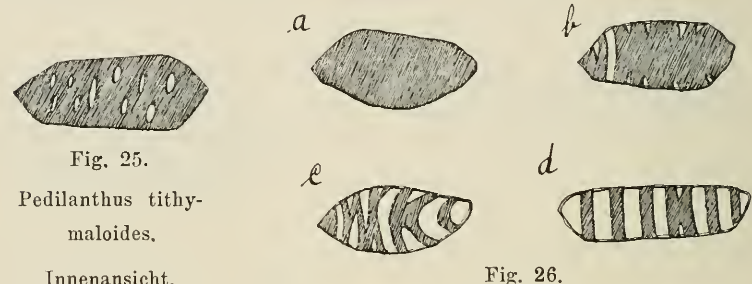


Fig. 25. Pedilanthus tithymaloides. Innenansicht.

Fig. 26. Erythroxylon novogranadense. Innenansichten (*a* Konnektiv, *d* Naht).

die Verdickungsplatte der Lokularwand immer mehr spaltet, und die Fasern sich immer häufiger auf der Epidermalwand paarweise verbinden. Eine der in Fig. 26 c dargestellten Zwischenform ähnliche Form kommt als normal bei Veronica Hendersoni vor. Hier gehen die Fasern auf der Aussenseite meist ganz schwach, häufig aber auch gar nicht durch (Fig. 27).

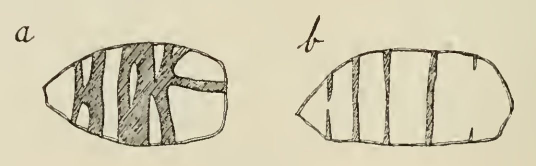


Fig. 27. Veronica Hendersoni. *a* Innenansicht, *b* Aussenansicht.

Die Art der Funktion der Bankzellen ist im wesentlichen dieselbe wie die der Griffzellen, nur dass die Lokularwand eben vollständig starr geworden ist. In den Bankzellen erreicht der Gegensatz zwischen Epidermal- und Lokularwand seine höchste Ausbildung.

8. Einschichtiges Endothecium; Griff- und Bankzellen mit aussen durchgehenden Fasern.

Als auf der Innenwand anastomosierende und durch eine Zelluloseplatte verbundene Ringe oder als Griff- bezw. Bankzellen, deren Fasern sich auf der Aussenwand paarweise vereinigt haben, können wir die hierher gehörigen Formen auffassen. Den Übergang von den Griffzellen bilden Arten wie Daphne odorum, wo die Fasern häufig, aber nicht immer, und zwar schwach, über die Aussenwand hinweggehen. Kennedya nigricans weist Griffzellen und Übergänge auf (Fig. 28).

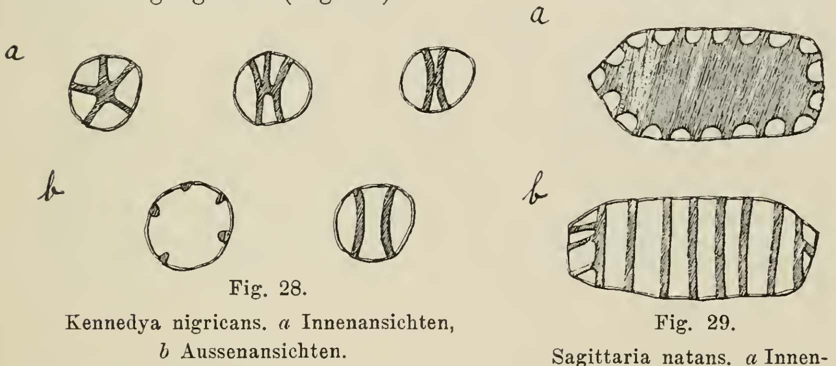


Fig. 28.
Kennedya nigricans. *a* Innenansichten, *b* Aussenansichten.

Fig. 29.
Sagittaria natans. *a* Innenansicht, *b* Aussenansicht.

Es gehören hierher:

Clerodendron hastatum,	Tacca macrantha,
„ Thomsoni,	Geranium sanguineum,
„ Kaempferi,	Hibbertia dentata,
Coprosma ligustrina,	Ruellia formosa,
Sagittaria natans	„ pulchella,
(Fig. 29),	„ Makoyana.

Bei Clerodendron Thomsoni gehen alle Fasern getrennt über die Aussenwand; auf der Innenwand aber treten alle Übergänge von völliger Trennung bis zu sternförmigem Ineinanderfliessen auf. Auch bei Clerodendron hastatum verlaufen die Fasern auf der Innenseite häufig getrennt. Die Zelluloseplatte von Clerodendron Kaempferi (Fig. 30) ist ziemlich schwach, so dass sie beim Schrumpfen auswärts gebogen wird, und das Auseinanderklappen der

Valveln sehr gering ist. Die langgestreckten Faserzellen von Tacca macrantha (Fig. 31) erinnern in der Innenansicht an Strobilanthes; nach dem Konnektiv hin werden sie übrigens bedeutend kürzer. Bei Geranium sanguineum (Fig. 32) ist die ganze Innenwand verdickt. Die Faserbogen sind in der Mitte der Aussenwand am schmalsten und verbreitern sich dann allmählich nach den Innen-

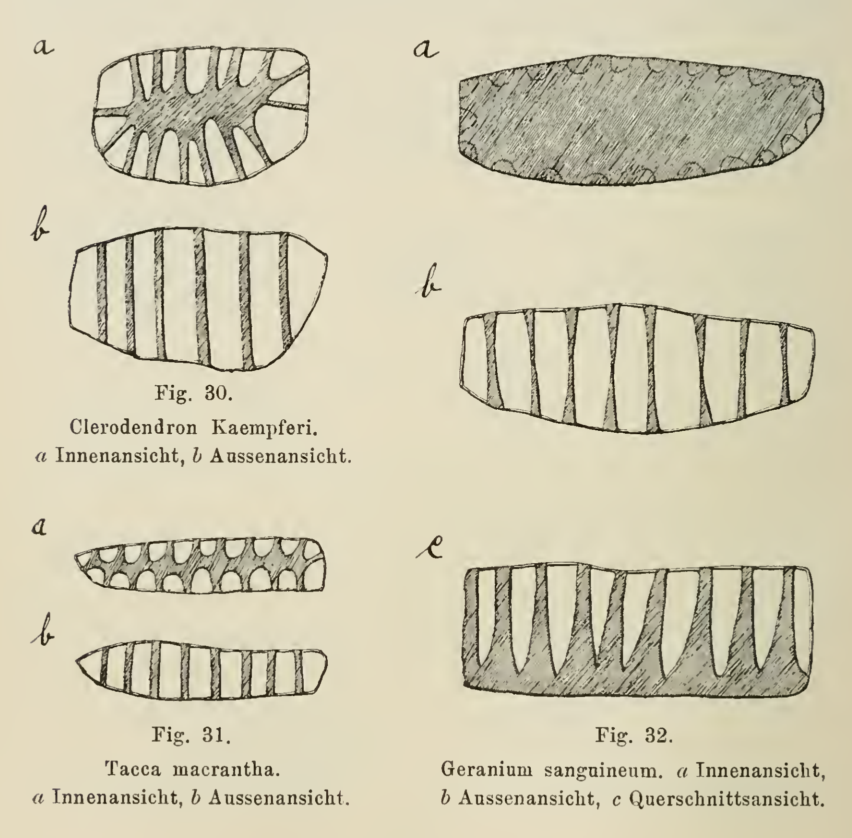


Fig. 30.
Clerodendron Kaempferi.
a Innenansicht, *b* Aussenansicht.

Fig. 31.
Tacca macrantha.
a Innenansicht, *b* Aussenansicht.

Fig. 32.
Geranium sanguineum. *a* Innenansicht, *b* Aussenansicht, *c* Querschnittsansicht.

kanten zu, bis sie endlich ganz verschmelzen. Auch die Innenwand von Hibbertia dentata (Fig. 33) ist ganz verdickt, aber mit Tüpfeln versehen; die Fasern sind jedoch hier gleichmässig dick.

Eine Sonderstellung nehmen die Ruellia-Arten ein. Ihre Faserzellen haben sonst ungefähr denselben Bau wie die von Hibbertia dentata, aber die Innenwand ist merkwürdigerweise unverdickt. Die notwendige Starrheit der Innenwand wird dadurch erreicht, dass

die Faserbogen an den Innenkanten zu einem festen Rahmen zusammenlaufen. Das enge Einrollen der Valveln zeigt, dass dadurch eine mehr als genügende Festigkeit der Innenwand erzeugt wird. Im übrigen siehe den II. Teil dieser Arbeit, 2. Abschnitt.

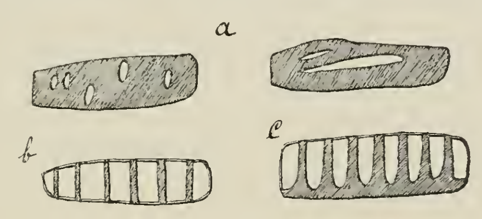


Fig. 33.
Hibbertia dentata.
a Innenansicht, *b* Aussenansicht, *c* Querschnittsansicht.

9. Einschichtiges Endothecium; „Fächerzellen" von Salvia und Faserzellen von Eranthemum reticulatum.

Ich komme nun zu einer Form der Faserzellen, die sich unter keine der bisher beschriebenen Kategorien unterbringen lässt, und die ich wegen der Art ihres Faserverlaufes als „Fächerzelle" be-

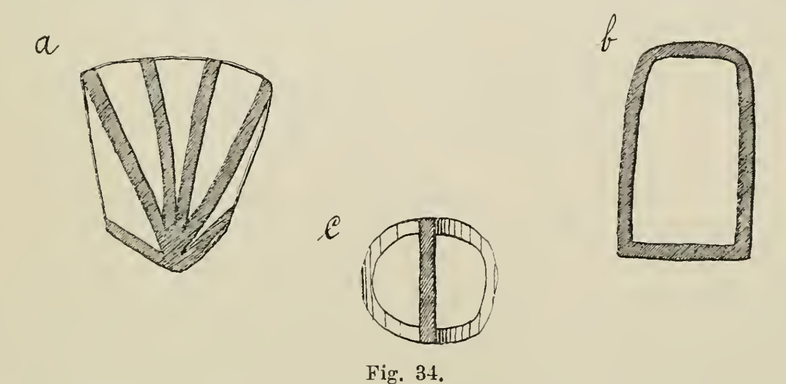


Fig. 34.
Salvia officinalis. *a* Querschnittsansicht, *b* radialer Längsschnitt, *c* Innenansicht.

zeichnen möchte. Sie kommt ausschliesslich bei Salvia-Arten vor (Fig. 34). Die Fasern verlaufen bogenförmig über die Aussenwand und über die horizontalen Radialwände. Die Enden dieser Bogen laufen jederseits in einem Scheitelpunkte an der Innenkante zusammen, so dass das Ganze das Aussehen eines Fächers gewinnt.

Die beiden Scheitelpunkte sind auf der Lokularwand durch eine einzige, parallel zur Antherenachse gehende Faser verbunden. Beim Austrocknen nähern sich die Faserbogen in einer dem Zuklappen eines Fächers ähnlichen Weise. Nun ist ja eigentlich die kontraktionsfähige Fläche auf der Innenwand grösser als auf der Aussenwand; dafür geht in jeder Zelle ein Faserbogenpaar nicht über die Aussenwand, sondern höchstens über den inneren Teil der vertikalen Radialwände, so dass die Ebene dieser Bogen nur einen verhältnismässig kleinen Winkel mit der Tangentialebene bildet. Die beiden Bogen bilden also zusammen eine Aussteifung der

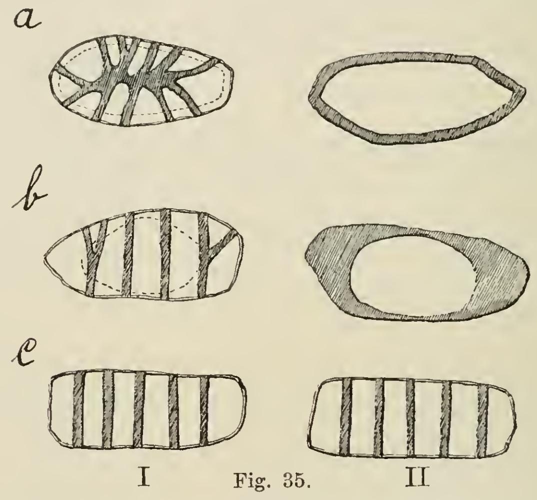


Fig. 35.

Eranthemum. I Aussen-, II Innenansichten; *a* in der Nähe der Naht, *b* der Mitte, *c* des Konnektivs.

Innenwand, ähnlich dem Rahmen der Ruellia-Arten. Den beschriebenen Bau zeigen Salvia officinalis, S. pratensis, S. argentea und S. Horminum. Bei der letzteren verändert sich nach der Naht hin die Zellform etwas. Die Scheitelpunkte des Fächers sind nämlich auf die Innenwand gerückt und fallen teilweise fast in deren Mitte zusammen. Ausserdem sind die Faserbogen häufig auf der Aussenwand unterbrochen, so dass eine Zellform entsteht, die an Scabiosa caucasica erinnert.

Einen ganz anderen, aber fast noch merkwürdigeren Bau besitzen die Faserzellen von Eranthemum reticulatum (Fig. 35).

In der Nähe des Konnektivs bilden die Fasern gleichmässig dicke Ringe, aber in dem der Naht benachbarten Teil des Endotheciums ist die Ausbildung der Fasern eine ganz andere. Die Innenseite ist unverdickt bis auf einen Rahmen, wie wir ihn bei Ruellia kennen gelernt haben. Die Fasern verlaufen aber nicht bogenförmig über die Aussenseite, sondern vereinigen sich auf dieser zu einer Art Sternfigur. Der Übergang von dieser Zellform zu den Ringfaserzellen wird durch eine Menge von Zwischenformen vermittelt, indem auf der Aussenseite die Sternfigur sich mehr und mehr in getrennte, parallele Fasern auflöst, während der Rahmen der Innenwand an den Kurzseiten der Wand immer breiter — freilich auch

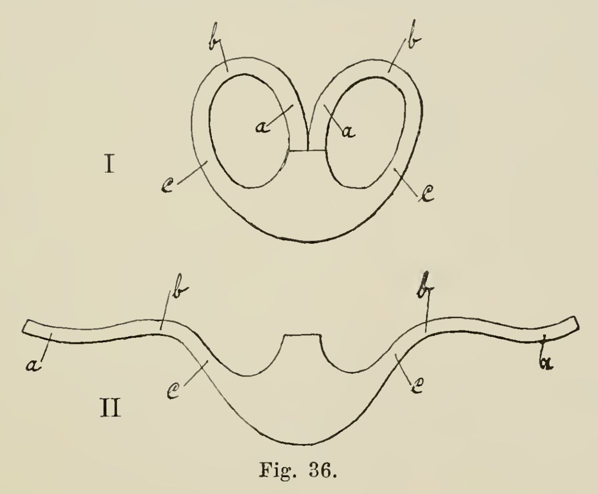


Fig. 36.

Eranthemum reticulatum. Antherenquerschnitt. I safterfüllt, II trocken.

dünner —, an den beiden Langseiten immer schmäler wird, so dass deren Mitte eine Art Gelenk zwischen den breiten Verdickungen der Kurzseiten bildet. Schliesslich — während der Rahmen verschwindet — treten auch auf der Innenwand Parallelfasern auf, die sich dann mit denen der Aussenwand und der Radialwände zu vollständigen Ringen verbinden. Entsprechend dem Faserverlauf ist die Kontraktion der Faserzellen eine verschiedene (Fig. 36). Die aus Sternfigur und Rahmen bestehenden Zellen sind vollständig starr, sie verändern ihre Form nicht (Fig. 36 a). Die Ringfaserzellen kontrahieren sich auf der Aussen- und Innenseite gleichmässig, wie gewöhnlich (Fig. 36 c). Die Mittelformen besitzen auf der Aussen-

seite bereits eine schrumpfungsfähige Fläche zwischen den getrennten Fasern, während sie auf der Innenseite infolge des noch vorhandenen Rahmens ziemlich starr bleiben. Höchstens wird durch das „Gelenk“ die Annäherung der Faserbogen auf der Aussenwand erleichtert. Es wird sich also die Aussenwand stärker kontrahieren als die Innenwand, und dies hat eine Auswärtsbiegung der Antherenwand an der betreffenden Stelle im Gefolge (Fig. 36 b).

10. Mehrschichtiges Endothecium.

Mehrschichtige Endothecien besitzen folgende Arten:

Digitalis purpurea,
Chelone barbata,
Paeonia officinalis,
Saintpaulia ionantha,
Dendrobium nobile,
Vanda tricolor var. suavis,
Nemophila maculata,
Gladiolus,
Brunfelsia eximia,
Colchicum autumnale,
Hedychium flavescens,
Crescentia nigripes,
Eriostemon myoporoides var. linearifolia,
Tulipa Gesneriana,
Funckia caudata,
Thylachium panduriforme.

Bei den meisten mehrschichtigen Endothecien kommt ein Umklappen der Valveln dadurch zustande, dass bezüglich der Anzahl der Fasern ein Gegensatz zwischen der inneren und der äusseren Faserzellschicht besteht. Gewöhnlich sind nämlich die Zellen der inneren Schicht nach allen drei Dimensionen kleiner — oft bedeutend kleiner — als die der äusseren, behalten aber dieselbe Zahl der Fasern. Dadurch wird offenbar für eine gleichlange Strecke der Antherenwand die Faserzahl der Innenschicht grösser als die der Aussenschicht, da ja auf jener Strecke eine grössere Zahl der kleineren Zellen Platz hat. In den Wänden der äusseren Schicht ist also mehr kontraktionsfähige Membran als in den der inneren, was eben ein Auswärtsbiegen der Klappe im Gefolge hat. Den geschilderten Bau und dieselbe Funktion zeigten u. a. die Antherenwände von: Gladiolus, Tulipa Gesneriana, Thylachium panduriforme (Unterschied der Schichten ziemlich gering), Vanda tricolor var. suavis, Colchicum autumnale, Hedychium flavescens. Bei den beiden letzteren habe ich die Zahl der Fasern in den in

Betracht kommenden Schichten gezählt, und es ergab sich für Colchicum autumnale das Verhältnis 5 zu 6, für Hedychium flavescens das Verhältnis 2 zu 3, also ein ganz bedeutender Unterschied zwischen den beiden Schichten. Bei Hedychium, dessen Endothecium von einer Schicht an der Naht nach dem Konnektiv zu an Zahl der Schichten immer mehr zunimmt, wurde die Zählung an dem dreischichtigen Teile des Endotheciums vorgenommen. Die angegebenen Verhältniszahlen bilden übrigens das Mittel aus mehreren Zählungen; die Abweichungen waren jedoch nur gering. Von den angeführten Arten haben Colchicum autumnale und Hedychium flavescens Ringfasern (Colchicum auch Spiralen), Gladiolus Faser-

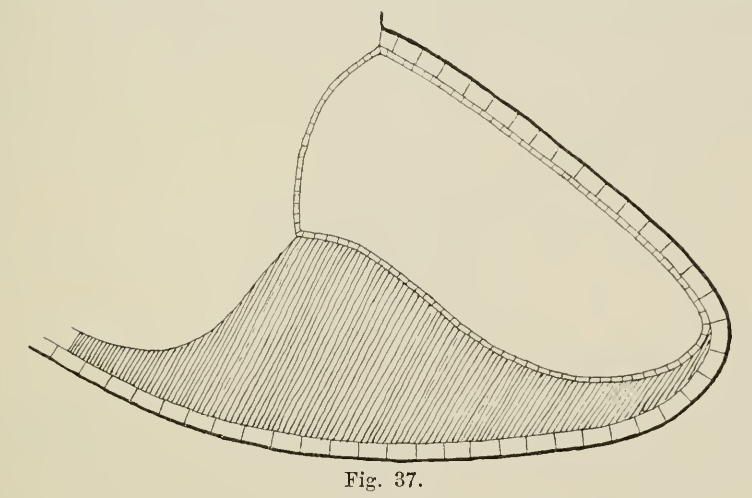


Fig. 37.
Querschnitt durch eine Antherenklappe von Crescentia nigripes.

zellen mit zwei Spiralen, Thylachium panduriforme und Tulipa Gesneriana U-Fasern, Vanda tricolor var. suavis anscheinend Ring- und U-Fasern. Bei Tulipa Gesneriana kommen, besonders am Konnektiv, auch Ringfasern vor. Diese Art zeichnet sich ferner dadurch aus, dass eine bestimmte, nicht sehr breite Längspartie — etwa in der Mitte der Klappenwand gelegen — des Endotheciums sich viel stärker nach aussen umbiegt als die übrige Antherenwand, wodurch das Aussehen eines Scharniers entsteht. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass an dieser Stelle die Fasern auf der Innenwand häufiger als sonst anastomosieren, und dass dort auch Griffzellen nicht selten sind.

Auf einem anderen Prinzipe beruht das Auswärtsklappen der Antherenvalveln von Crescentia nigripes (Fig. 37). Die der Dehiszenzlinie benachbarte Hälfte der Anthere ist vollkommen endotheciumlos, sie besteht nur aus Tapete und Epidermis. Dann beginnt das Endothecium mit einer Zelllage, schwillt aber nach dem Konnektiv zu bald zu einem mächtigen, vielschichtigen Gewebe an. Die Fasern sind ringförmig. Während nun aber auf der Antheren-Innenwand das Fasergewebe an dem Konnektiv endigt, erstreckt es sich auf der Aussenseite weit in das letztere hinein. Die äusseren Schichten sind also — vom Querschnitt betrachtet — erheblich länger als die inneren, sie besitzen also mehr schrumpfungsfähige Membran und werden also die ganze Antherenwand nach aussen umbiegen. Diese Wirkung wird noch dadurch unterstützt, dass in den äusseren Schichten die Ebenen der Faserringe, wie es ja normal ist, vertikal und radial gestellt sind, so dass sie

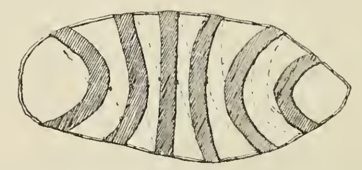


Fig. 38. Brunfelsia eximia. Aussen- oder Innenansicht.

einander ungehindert tangential genähert werden können, während in den inneren Schichten die Ebenen der Ringe sehr häufig schief oder direkt tangential oder horizontal liegen, so dass in diesen Fällen die Ringe faktisch als Aussteifungen dienen.

Einige Antheren mit mehrschichtigem Endothecium zeigen kein Umbiegen der Klappen und dementsprechend keinen merklichen Unterschied in der Zellgrösse und Faserzahl, so Brunfelsia eximia, Eriostemon myoporoides var. linearifolia und Dendrobium nobile. Brunfelsia besitzt eigentümlich verbogene, kräftige Spiralfasern, eine Spirale in jeder Zelle (Fig. 38), Eriostemon Ringfasern und Dendrobium eine Art Bankfasern, die nicht selten aussen durchzugehen scheinen. Die Zellen von Brunfelsia stehen häufig schief; auch Ringe kommen vor. Die Zelluloseplatte von Dendrobium nobile ist ziemlich dünn, so dass sie beim Schrumpfen auswärts gebogen wird. Damit mag das mangelnde Umklappen der Valveln wohl auch zusammenhängen.

Griffzellen haben Digitalis purpurea und Chelone barbata, Spiralfasern ausser den angeführten Arten noch Nemophila maculata, U-Fasern noch Funckia caudata. Bei letzterem finden sich vielfach auch ganze Ringe.

Was die Zahl der Endotheciumschichten betrifft, so ist bei der Mehrzahl der Arten an der Naht nur eine Schicht vorhanden, wodurch wohl die Zerreissung erleichtert wird. In einiger Entfernung von der Naht beginnt dann die Mehrschichtigkeit, die ganz in der Nähe des Konnektivs noch zuzunehmen pflegt. So gebaut sind: Vanda tricolor var. suavis, Colchicum autumnale (meist

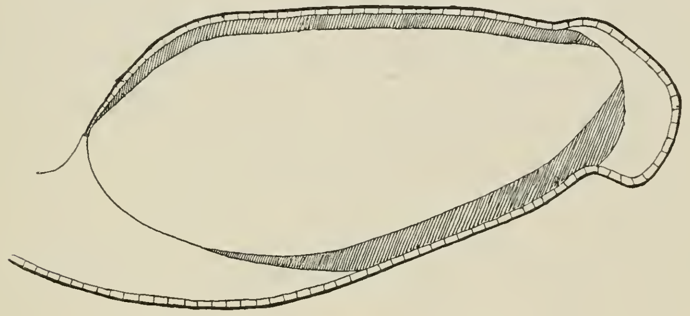


Fig. 39. Vanda tricolor var. suavis.
Antherenquerschnitt, die Anordnung des Endotheciums zeigend.

zweischichtig), Hedychium flavescens, Eriostemon myoporoides var. linearifolia, Nemophila maculata (meist zweischichtig). Das Endothecium von Funckia caudata ist zweischichtig, das von Chelone barbata und Brunfelsia eximia ist zwei- bis dreischichtig, von Thylachium panduriforme zwei- bis mehrschichtig, von Tulipa Gesneriana und Digitalis purpurea meist dreischichtig, von Dendrobium nobile endlich vier- bis mehrschichtig.

Bemerkenswert ist noch die Anordnung des Endotheciums in der Anthere von Vanda tricolor var. suavis (Fig. 39). Einen Zusammenhang mit besonderen Funktionen konnte ich nicht entdecken.

D. Dehiszenzlinie und Konnektiv.

Schon im vorhergehenden wurde verschiedentlich auf den Gegensatz hingewiesen, der in der Ausbildung der Fasern zwischen dem Konnektiv und dem der Dehiszenzlinie naheliegenden Klappen-

teile so häufig besteht. Die Funktion der beiden Teile der Antherenwand ist ja eine verschiedene, also muss auch der Bau des Endotheciums in entsprechendem Sinne differenziert sein. Während bei der Naht die ganze Konstruktion auf eine möglichste Erleichterung des Zerreissens eingerichtet ist, muss das Konnektiv genügend Festigkeit besitzen, um eine zu starke Deformation infolge des Austrocknens zu verhindern. Dass diese Verhinderung zu starker Deformation nicht überflüssig ist, liegt z. B. bei allen den zahlreichen Pflanzenarten, bei denen wegen Insektenbestäubung eine bestimmte Lage der Anthere nötig ist, auf der Hand.

Die notwendige Festigkeit des Konnektivs wird meistens dadurch erzielt, dass ein grosser Teil des letzteren aus Faserzellen besteht, die überdies nicht mehr die Formen der Klappenwand haben, sondern unregelmässige, häufig anastomosierende netz- oder

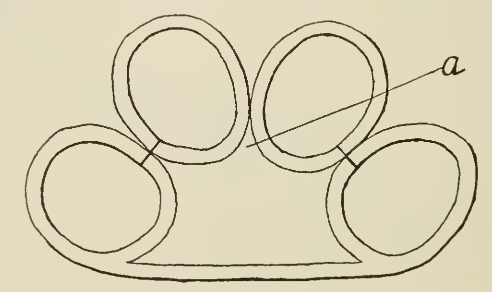


Fig. 40. Correa speciosa var. major. Antherenquerschnitt, schematisiert.

gitterförmige Fasern besitzen. Als Beispiele seien unter vielen Funckia caudata, Phragmopedilum calurum und Paphiopedilum barbatum genannt. Wo eine besonders starke Inanspruchnahme in einer bestimmten Richtung stattfindet, verliert sich sogar die Unregelmässigkeit, und die Fasern ordnen sich so an, dass sie dem Zug oder Druck den grössten Widerstand entgegensetzen können. Eine derartige Einrichtung findet sich bei Correa speciosa var. major und noch mehr entwickelt bei Correa Backhousiana (siehe Fig. 40 u. 41). Bei diesen beiden Correa-Arten besteht das Konnektiv, abgesehen von einer es ganz umkleidenden Schicht mit regelmässig gestellten Fasern und dem zentralen Leitungsgewebe, fast ausschliesslich aus Zellen, deren Fasern ein wirres Netzwerk bilden, und die in ihrer Gesamtheit also als Aussteifungsvorrichtung aufzufassen sind. An der Stelle aber (*a* Fig. 40), wo die eine

Klappe des einen Fachs mit der einen des anderen Faches zusammenstösst, wo also der Zug, da er von zwei Seiten wirkt, am stärksten ist, wo überdies infolge der eigentümlichen Anordnung des Endotheciums auch noch scherende Wirkungen auftreten, nehmen die Fasern eine ganz spezifische Lage ein (siehe Fig. 41, *z*). An diesem Punkte hätten Fasern, die dazu eingerichtet wären, einer vertikal wirkenden Kraft Widerstand zu leisten, keinen Zweck; dagegen sind Versteifungen, die sich den verschiedenen horizontal

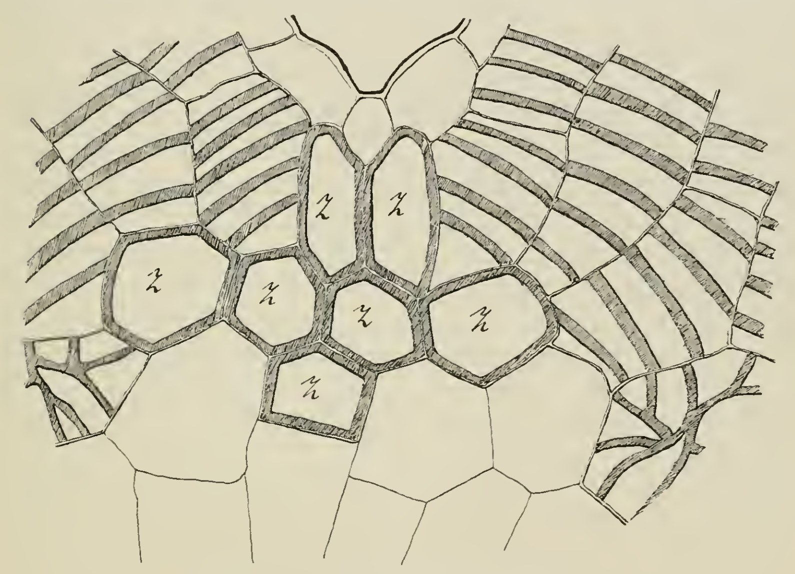


Fig. 41. Correa speciosa var. major.
Querschnitt durch die Partie bei *a* Fig. 40 (stärker vergrössert).

wirkenden Spannungen entgegensetzen, von besonderem Werte. Es sind also alle Fasern auf die Vertikalwände übergetreten, und zwar in Form von – manchmal anastomosierenden – Ringen. Diese Ringe verhindern in wirksamster Weise eine horizontale Deformation und schliesslich auch ein Zerreissen jener dem Zuge der schrumpfenden Endotheciummembranen besonders exponierten Zellen. — Die dem Konnektiv benachbarten Teile der Valveln stimmen häufig in ihrem Bau mit ihm darin überein, dass ihre Beweglichkeit herabgesetzt ist. Gewöhnlich finden sich dann am Konnektiv statt der Griff- etc.-Zellen Ring- und Spiralfaserzellen. So gehen z. B. bei Agrostemma Githago und Saponaria officinalis die Fasern, die in der

Mehrzahl U-Fasern sind, am Konnektiv öfter über die Aussenseite hinüber; bei Correa Backhousiana sind die Fasern im übrigen Endothecium Ringe, die aussen schmäler sind, im Konnektivteile sind es Spiralfasern. Bei Hibiscus rosa-sinensis wiegen an der Naht die Griffzellen, am Konnektiv die U-Faserzellen vor, ganz nahe am Konnektiv treten auch Spiralfaserzellen auf.

Das eben erwähnte Vorkommen von Griffzellen in der Nähe der Dehiszenzlinie ist weit verbreitet; es kommt darin ein Moment zum Ausdruck, das überhaupt den Bau der Dehiszenzlinie beherrscht. Wie schon bemerkt, zielt die Konstruktion der betreffenden Wandteile darauf hin, die Rissbildung möglichst zu erleichtern. Ein vorzügliches Mittel hierzu ist die Erzeugung einer s c h e r e n d e n Bewegung. Eine solche wird eigentlich schon durch jede Umklappbewegung hervorgerufen, viel stärker aber wirkt sie, wenn sie in Form einer Längskontraktion entlang dem starren Konnektiv auftritt. Die Griffzellen, die sich nach allen Richtungen der Antherenwandfläche kontrahieren, schrumpfen natürlich auch in der Längsrichtung der Anthere und bringen so die angegebene Wirkung hervor. Ich nenne als Beispiele: Geranium sanguineum (sonst Bankzellen mit aussen durchgehenden Fasern), Phragmopedilum longifolium (sonst Ringfasern), Hibiscus rosa-sinensis (sonst U-Fasern s. o.) etc. Vollkommener wird der angegebene Zweck bei Agrostemma Githago und Saponaria officinalis erreicht. Hier besteht nämlich das Endothecium aus U-Fasern, aber längs der Naht findet sich eine Reihe von Längsspiralfaserzellen, die augenscheinlich eine bedeutende Längskontraktion hervorrufen müssen. Bei Gagea sind an der Naht die Ring- oder U-Klammer-Faserzellen öfters längs gestellt. Eine andere Einrichtung, um die Rissbildung zu erleichtern, ist das Kleinerwerden der Faserzellen und damit das Dünnerwerden der ganzen Wand nach der Dehiszenzlinie hin. Beispiel: Pisonia Olfersiana, Salvia u. s. w. Zuweilen geht das bis zum völligen Verschwinden des Endotheciums, so dass längs der Naht eine schmälere oder breitere faserfreie Zone entsteht. So bei Coelogyne cristata var. alba und Pseuderanthemum tuberculatum. Endlich ist hier noch Saintpaulia ionantha zu erwähnen, deren Ring- bezw. Spiralfaserzellen sonst ein wirres Durcheinander bilden, welches nur eine geringe Schrumpfung zulässt, an der Naht aber quergestellt sind, wodurch eine stärkere Kontraktion, also grössere Sicherheit der Dehiszenz, erreicht wird.

Anhang.

Einige isolierte Beobachtungen seien hier noch mitgeteilt.

Längsschrumpfung. Maß der Schrumpfung.

Eine grosse Anzahl von Antheren, besonders Liliaceen-Antheren, schrumpft nicht nur in der Quer-, sondern auch in der Längsrichtung. Die Längsschrumpfung wird wohl allgemein durch die Kontraktion der vertikalen Wände — in erster Linie natürlich der radialen — von Griffzellen, U-Faserzellen etc. besorgt. Bei Gagea finden sich zur Unterstützung dieser Wirkung am Konnektiv Längsreihen von längsgestellten Ring- und auch U-Faserzellen. Die Längsschrumpfung beträgt bei Gagea 61,4%, bei Tulipa Gesneriana 34,4%. Die Bedeutung der Längskontraktion beruht wohl darin, dass dadurch die Fläche der Antherenwand noch geringer, der Pollen also noch mehr blossgelegt wird.

An einigen Antheren habe ich auch die Schrumpfung in der Querrichtung gemessen. Bei der faserlosen Gomeza planifolia betrug sie nur 8%, bei der ebenfalls faserlosen, aber verdickten und getüpfelten Epacris hybrida 45—50%. Die Faserzellen von Tulipa Gesneriana schrumpften um 50%, die von Ornithogalum um 37,5%.

Konserviertes Material.

Gewöhnlich verwendete ich frisches Material, nur in Ausnahmefällen getrocknetes oder in Alkohol konserviertes. Im allgemeinen zeigte sich das konservierte Material in seiner Schrumpfungs- bezw. Quellungsfähigkeit nicht beeinträchtigt. So hatte ich Gladiolus-Antheren ein paar Wochen in Brennspiritus liegen, ohne dass sich ihre Bewegungsfähigkeit vermindert hätte. Empfehlenswert war freilich bei beiden Arten der Aufbewahrung ein Befeuchten mit Wasser vor dem Schneiden zwischen Holundermark, weil sonst die Zellwände durch den Druck zu sehr litten. Die einzige Anthere, die vollständig versagte, war die von Jasminum Sambac, welche ich vom 21. November bis 13. Januar in absolutem Alkohol liegen hatte. Sie war dann völlig unbeweglich. Dagegen hatten

Antheren von Lilium canadense, die seit 1820 — also 85 Jahre — im Herbar gelegen hatten, ihre Kontraktilität und Quellungsfähigkeit vollständig bewahrt.

Das Exothecium.

Bei der Schrumpfung ist das Exothecium oder die Epidermis nur bei Euphrasia serotina beteiligt. Wandverdickungen, die aber von keiner funktionellen Bedeutung sind, finden sich noch bei Papaver, Aquilegia vulgaris, Nemophila maculata. Bei allen dreien handelt es sich um eine Verdickung der äusseren Wand. Den Grevillea-Arten fehlt das Exothecium, wie wir sahen. Dagegen ist es bei Coelogyne cristata im Gegensatz zu allen anderen Antheren mehr als einschichtig.

Stärke in Antheren.

Stärke kommt in grosser Menge im Konnektiv der geöffneten Antheren von Brunfelsia eximia vor. Besonders auffallend ist aber der Stärkegehalt bei den dicht mit Stärkekörnern erfüllten Zellen der Antherenwand der poriziden Azalea pontica. Merkwürdig ist dies vor allem deshalb, weil die Stärke nicht wieder aufgelöst, sondern mit den vertrockneten Antheren abgeworfen wird, eine Materialverschwendung, die doch in der Natur nicht gerade häufig ist.

Die vorliegende Arbeit wurde in dem Botanischen Institut der Universität Berlin angefertigt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. S. Schwendener für seine gütige Unterstützung auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Zur physiologischen Anatomie einiger tropischer Farne, besonders der Baumfarne.

Von

W. Schütze.

I. Einleitung.

Die Anatomie der Baumfarne, die bekanntlich in mehr als 200 Arten grösstenteils in den Tropen, den Subtropen und in der südlich temperierten Zone verbreitet sind, ist lange Zeit ziemlich vernachlässigt worden. Dies ist besonders aus zwei Gründen einigermassen verständlich. Erstens war das Material in frischem Zustande lange Zeit schwer zu erhalten, und zweitens lag auch die ganze Gruppe dieser eigenartigen Gewächse dem früheren Forschungsinteresse zu fern, als dass man sie näher beachtet hätte.

Daher sind es auch nur wenige Forscher, die sich eingehender mit ihrer Anatomie beschäftigt haben, trotzdem diese so manches Interessante und nur bei dieser Pflanzengruppe Vorkommende bietet. Als ihr erster gewissenhafter Bearbeiter ist H. v. Mohl zu nennen, der schon in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts namentlich die brasilianischen Baumfarne näher untersuchte. Sein Werk führt den Titel: „De structura caudicis filicum arborearum" [12] und [13*]). Dann folgte Mettenius mit seiner Arbeit: „Über den Bau von Angiopteris," in der viele neue Ergebnisse enthalten sind [9]. Über den Verlauf der Gefässbündel hat namentlich Trécul genaue Untersuchungen angestellt [19]. Ferner finden sich in der „Vergleichenden Anatomie der Phanerogamen und Farne" von de Bary [1] viele Angaben über den inneren Bau der Baumfarne, wobei auch die Untersuchungen von Mohl und Mettenius in weitem Umfange benutzt worden sind. Endlich bringt auch Dippel [3]

*) Siehe Literaturverzeichnis.

manche wertvolle Einzelheiten über diese Pflanzengruppe in seinem Werke: „Das Mikroskop und seine Anwendung 1898".

Dies sind die grösseren Arbeiten über die Anatomie der Baumfarne. Ausserdem wurden noch von manchen anderen Forschern gelegentlich Einzelheiten über ihre Anatomie veröffentlicht. Diese Untersuchungen will ich am Schluss dieser Arbeit in dem Literaturverzeichnis möglichst vollzählig anführen.

Alle diese Werke befassen sich fast ausschliesslich mit der reinen Anatomie der Baumfarne, ohne die physiologische Zweckmässigkeit des anatomischen Baues besonders zu betonen. Das rührt daher, dass der grösste Teil dieser Arbeiten zur Zeit der Herrschaft der descriptiven Anatomie entstanden ist, vor oder bald nach dem Erscheinen von Schwendeners grundlegendem Werke, durch welches eine ganz neue Betrachtungsweise des inneren Baues der Pflanzen eingeleitet wurde. Ich meine das „Mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen" [26], worin er den Satz ausgesprochen hatte, dass der anatomische Bau und die physiologische Leistung eines Organs in innigem Zusammenhange stehen. Lange Zeit hat man diesen Gedanken missverstanden oder auch missachtet. In der damaligen Literatur findet man nämlich sehr häufig den Grundsatz vertreten, dass Anatomie und Physiologie zwei ganz getrennte Gebiete wären und daher auch getrennt behandelt werden müssten. Man machte daher Schwendener den Vorwurf, dass er beides zusammenmenge, was völlig unzulässig sei. Heute hat diese neue Betrachtungsweise, gestützt auf eine Fülle neuer Tatsachen, fast überall den Sieg errungen. Namentlich haben die Arbeiten Haberlandts und besonders die Herausgabe seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie", die ein fast unentbehrliches Lehrbuch für die Studierenden der Botanik geworden ist, ein grosses Verdienst an dieser Wendung der Dinge.

In betreff der Baumfarne ist mir nur ein Fall bekannt, dass ein anatomisches Merkmal physiologisch gedeutet wurde. Dies ist von Potonié [14] geschehen, der in seiner Arbeit: „Das mechanische Gewebesystem der Pflanzen" auch das der Baumfarne streift. Er macht die Bemerkung, dass die wellblechartig gebogenen Stereomscheiden der Hauptbündel des Farnstammes viel biegungsfester gebaut sind, als es eine ungebogene Scheide von gleichem Querschnitte sein würde, was zweifellos richtig ist.

Eine zusammenfassende Darstellung der physiologischen Anatomie der Baumfarne fehlt jedoch bisher vollständig. Die vorliegende Arbeit soll nun diese Lücke ausfüllen helfen, so weit dies in meinen Kräften steht.

Zugleich will ich auch noch zwei andere interessante tropische Farne behandeln, die im Materialverzeichnis am Schlusse angeführt sind.

Da die Baumfarne sehr übereinstimmend gebaut sind, wird es das Beste sein, sie zusammen zu betrachten und nur die Abweichungen von der Norm besonders hervorzuheben, um überflüssige Wiederholungen zu vermeiden. Die beiden anderen Farne, die sowohl im Vergleich mit den Baumfarnen wie auch unter sich gänzlich verschieden gebaut sind, werde ich in jedem Abschnitt hinter den Baumfarnen besonders behandeln.

Die Terminologie und die Einteilung der Gewebe, die in dieser Arbeit zur Anwendung kommen, sind aus G. Haberlandt, „Physiologische Pflanzenanatomie" entnommen.

II. Material.

Die von mir untersuchten Baumfarne gehören sämtlich der Familie der Cyatheaceen an. Ausserdem wurde ein Kletterfarn aus der Familie der Schizaeaceen und ein epiphytischer Farn aus der Familie der Polypodiaceen untersucht. An Material stand mir folgendes zur Verfügung:

1. Von Alsophila crinita Hook. ein ungefähr 15 cm langes Stammstück aus der Sammlung des Herrn Prof. Holtermann, der diesen Farn von einer Tropenreise aus Ceylon mitgebracht hat. Der Stamm wurde frisch in Glycerin und Alkohol gelegt und ist gut erhalten. Dieser prächtige bis 12 m hohe Baumfarn wächst in den Gebirgen Südindiens, Ceylons und Javas. In Ceylon, wo er gesammelt wurde, bildet er in den feuchteren Gebirgstälern häufig kleine Wälder.

2. Von Cyathea usambarensis Hieron. fünf ungefähr 30 cm lange Stämme mit Blattstielen. Dieses ausgezeichnete Material, das frisch in Alkohol gelegt wurde, ist von Herrn Prof. Zimmermann aus Deutsch-Ostafrika an das botanische Institut der Universität Berlin geschickt worden.

Da dieser Farn an den Blattstielen und am Stamme bedornt ist, war es leicht, mit Hilfe von „Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien“, die Species festzustellen; denn in diesem Werke ist für Ostafrika nur dieser eine Baumfarn mit bedornten Blattstielen angegeben. Seine Heimat ist das Bergland Deutsch-Ostafrikas.

Ich hoffe daher, dass die Species richtig bestimmt ist.

3. Von Cyathea Jmrayana Hook. ein etwa 30 cm langes trockenes Stammstück aus der Sammlung des botanischen Institutes der Universität. Dieser Baumfarn wächst auf Dominica.

4. Von Alsophila spec. ein 2 cm langes vertrocknetes Stammstück aus der Sammlung des botanischen Institutes. Es stammt aus dem botanischen Garten zu Berlin.

5. Von Hemitelia capensis R. Br. ein 2 cm langes trockenes Stammstück aus dem botanischen Museum zu Berlin. Diese Pflanze ist in Südafrika und Südamerika einheimisch.

6. Von Dicksonia Sellowiana var. Karsteniana Klotzsch ein 2 cm langes Stammstück aus dem botanischen Museum zu Berlin. Dieser Farn wächst in Columbien, Südamerika. In Christ, „Farnkräuter der Erde“ führt er den Namen Dicksonia Karsteniana. Der Kürze halber will ich ihn in dieser Arbeit ebenso nennen.

7. Von Lygodium dichotomum Sw. mehrere aus Ceylon stammende ungefähr 30 cm lange Stämme mit Rhizom, Wurzeln und Blättern, die sich, frisch in Alkohol gelegt, gut erhalten haben. Dieser Farn ist eine echte Liane der malayischen Region bis nach Südchina, Ceylon und den Philippinen. Nach Holtermann, der dieses Material auf Ceylon gesammelt hat, ist er eine der gewöhnlichsten Lianen der feuchteren Wälder.

8. Von Drymoglossum heterophyllum (L.) mehrere etwa 10 cm lange Rhizome mit Blättern und Wurzeln. Dieser Farn stammt aus Ceylon und ist nach Holtermann, der ihn gesammelt hat, einer der allergewöhnlichsten Epiphyten in demjenigen Teile des Niederlandes von Ceylon, der eine mittlere Feuchtigkeit hat. Besonders zahlreich ist er im botanischen Garten von Peradeniya vertreten. Das Material stammt von einem Standort, wo die Pflanze vollständig der Sonne ausgesetzt war, und von solchen Bäumen, die ohne jede Moosbedeckung waren, so dass das Rhizom vollständig frei lag. Die jüngeren Teile der Pflanze sind häufig nicht

festgewachsen, sondern hängen ähnlich wie manche Schlingpflanzen an den Baumstämmen herunter. Zu erwähnen ist noch, dass der Farn längere Trockenperioden durchmachen muss. In den allertrockensten Gegenden Ceylons kommt er jedoch nicht vor.

III. Das Hautsystem.

a. Die Epidermis.

Die Epidermis des Stammes der Baumfarne und des Kletterfarnes bietet nichts besonderes. Jedoch die Epidermis des Rhizoms von Drymoglossum heterophyllum ist mit einer ziemlich starken Aussenwand versehen, wie man sie an Rhizomen selten findet. Wahrscheinlich haben die Rhizome diesen verstärkten Schutz deshalb nötig, weil sie frei auf der Rinde der Urwaldbäume dahinkriechen und dadurch den Unbilden der Witterung stark ausgesetzt sind. Die genauen Grössenverhältnisse einer Epidermiszelle sind folgende:

Breite radial	30 μ
Breite tangential	33 μ
Länge	78 μ
Stärke der Cuticula mit Cuticularschicht .	4,5 μ
Stärke der äusseren Celluloseschicht . . .	6,5 μ
Stärke der Celluloseschicht der Innenwand	4,5 μ

Die Epidermiszellen der Blattspreiten von Drymoglossum heterophyllum sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre Aussenwände getüpfelt sind. Diese Tüpfel befinden sich in der Nähe des wellenförmig verbogenen Randes der Aussenwände. Meines Wissens ist dies der einzige bisher bekannte Farn, der diese ziemlich seltene Merkwürdigkeit zeigt. Nach Ambronn[23] sind solche Tüpfel funktionslos und mit wenigen Ausnahmen bloss die mechanische Folge von anderen zweckdienlichen Einrichtungen, vor allem der Wellung der Seitenwände, wodurch grössere seitliche Berührungsflächen geschaffen werden, die natürlich die Festigkeit der Epidermis erhöhen müssen.

Dass ausserdem bei Drymoglossum heterophyllum eine Schicht unter der Epidermis der Blätter als Wassergewebe ausgebildet ist, kann weiter nicht auffallen, da wir ja wissen, dass die Pflanze von

der glühenden Tropensonne direkt getroffen wird. Die Transpiration muss aus diesem Grunde namentlich um die Mittagszeit sehr stark sein, weshalb das Vorhandensein eines Wassergewebes eine sehr zweckmässige Einrichtung ist, um die Blätter vor der Austrocknung zu bewahren.

b. Korkähnliche subepidermale Rindenschichten.

Da die Baumfarne ein hohes Alter erreichen, genügt ihnen bald die einfache Epidermis des Stammes nicht mehr, um allen Anforderungen an ein Hautgewebe gerecht zu werden. Die Epidermiszellen schrumpfen an älteren Stämmen zusammen und bräunen sich

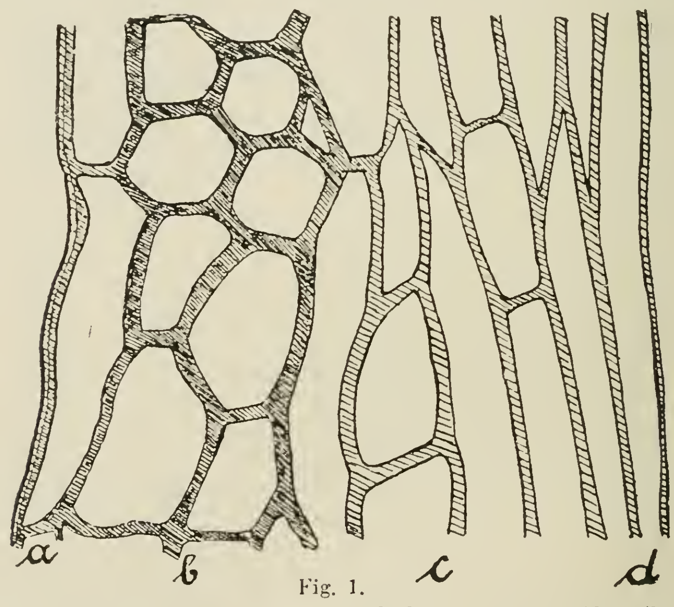


Fig. 1.
Längsschnitt durch die verkorkte äussere Rinde des Stammes von Alsophila crinita. *a* Epidermis, *b* verkorkte äussere Rinde, *c* Übergangszellen, *d* mechanische Zellen des Aussenringes.

stark. Hier und da bilden sich Risse in der Epidermis, bis diese schliesslich ganz zerfetzt ist und den Charakter als Hautgewebe eingebüsst hat. Die Pflanze ist also gezwungen, dieses Gewebe zu ersetzen, was dadurch geschieht, dass der äussere Teil der ausserhalb des mechanischen Ringes gelegenen Rindenzone seine Zellen stark verdickt und ausserdem verkorkt und bräunt (Fig. 1, b.) Diese

Korkschicht kommt nicht durch ein Phellogen zustande; denn die Baumfarne haben nicht die Fähigkeit, Folgemeristeme zu bilden; sondern diese Zellen sind aus dem Grundmeristem entstanden und hängen mit dem mechanischen Ringe durch eine mehrschichtige Zone von Übergangszellen zusammen, die ein Mittelding zwischen Parenchym und Prosenchym darstellen. Die verkorkten Zellen bilden sogar in demselben Stamme keine überall gleich starke Lage; denn diese ist an manchen Stellen nur zweischichtig und an anderen Stellen bis sechsschichtig.

Dass wir es hier mit suberinähnlichen Substanzen in den Membranen zu tun haben, lehrt die ausserordentliche Widerstandsfähigkeit und Quellungslosigkeit derselben in konzentrierter Schwefelsäure. Irgendwelche zur Erkennung verkorkter Membranen dienende Färbungsmittel versagten vollständig wegen der dunkelbraunen Färbung der Zellwände. Es blieb mir also nur das besagte alt bewährte Reagens für verkorkte Membranen übrig, das auch Schwendener bei seinen Untersuchungen angewandt hat. Die Widerstandsfähigkeit der verkorkten Membranen gegen solche die Cellulose zerstörende Reagentien soll nach Czapek[20] darauf beruhen, dass besonders drei neue Fettsäuren, nämlich Suberinsäure, Phellonsäure und Phloionsäure, zum Teil als sehr schwer verseifbare Celluloseester in den Zellwänden vorhanden sind.

Die Grössenverhältnisse dieser Zellen sind folgende: Ihre Breite beträgt im Durchschnitt 78 μ und ihre Länge 95 μ, während sich die Wanddicke von einem Lumen bis zum andern auf 15 μ stellt.

Bei Dicksonia Karsteniana sind die betreffenden Zellen zwar vorhanden aber nicht verkorkt, trotzdem sie braun gefärbt sind; denn ihre Membranen quellen leicht in konzentrierter Schwefelsäure. Dasselbe gilt auch von der ebenfalls gebräunten äusseren Rindenzone im Blattstiel von Cyathea usambarensis.

In den Luftwurzeln, die bei Alsophila crinita, Cyathea Imrayana, Alsophila spec. und Dicksonia Karsteniana vorkommen, fehlt überhaupt die äussere Rinde, weshalb es natürlich zu einer Korkschicht nicht kommen konnte. Dies ist weiter nicht auffallend, wenn man weiss, dass die Luftwurzeln der meisten Baumfarne nur eine kurze Lebensdauer haben und mit den Blättern, aus deren Gefässbündeln sie in der inneren Rinde des Stammes entspringen, absterben.

In den älteren Wurzeln von Lygodium dichotomum sind die subepidermalen Rindenschichten bis zum mechanischen Ringe, der das axile Bündel umgibt, dunkel schwarzbraun gefärbt. Auch diese Zellen dienen sicher als Hautgewebe; denn die Epidermis ist häufig gänzlich zerrissen. Auch fällt die grosse Widerstandsfähigkeit dieser Schichten gegen konzentrierte Schwefelsäure auf.

Im Rhizom und in den Wurzeln von Drymoglossum heterophyllum sind zwar äussere Rindenschichten vorhanden aber weder gebräunt noch verkorkt.

c. Anhangsgebilde der Epidermis.

Bei vielen Baumfarnen ist der Stamm namentlich an den oberen Partieen mit Spreuschuppen oder mit Haaren, manchmal auch mit diesen beiden Arten von Trichomen dicht bekleidet. Dasselbe gilt auch für die Blätter vieler Spezies. Ein sehr auffallendes Beispiel dafür ist Alsophila crinita. Dieser Baumfarn ist über und über mit einem ziemlich dichten Haar- und Schuppenüberzug versehen, von dem er auch seinen Namen erhalten hat. Die Spreuschuppen sind besonders schön an den jungen noch nicht entfalteten Wedeln um den Stammscheitel von Cyathea usambarensis herum ausgebildet. Sie dienen dort ohne Zweifel zum Schutze der noch wachsenden weichen Wedel sowie auch der ausserdem noch muldenförmig in die Scheitelregion eingesenkten Scheitelzelle. An den älteren Blattstielen gehen die Schuppen verloren und halten sich nur an den basalen Teilen derselben längere Zeit. Sie bestehen aus einer Zellfläche und haben ungefähr die Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit kleiner Basis und grosser Höhe, die etwa 20 mm beträgt, während die Breite der Basis nur 3 mm erreicht. Ihre Ränder sind gefranst, wie es so häufig bei Spreuschuppen vorkommt, auch bei denen unserer einheimischen Farne. Diese Trichome gehen an den unteren Teilen des Stammes der Baumfarne allmählich zu Grunde. Es scheint daher, dass sie in den meisten Fällen nur zum Schutze der jungen noch unentwickelten Organe da sind, um diese vor der austrocknenden Wirkung der direkten Insolation zu bewahren.

Ausserdem scheinen sie auch noch bei denjenigen Baumfarnen, die Luftwurzeln besitzen, einen andern Zweck zu haben. Nämlich an den oberen Teilen des Stammes, wo die Luftwurzeln

bekanntlich allein tätig sind, bilden diese mit den Trichomen eine sehr dichte und poröse Schicht, indem sich die Luftwurzeln an ihren vorderen Enden in ausserordentlich zahlreiche feine Verzweigungen auflösen, die sich mit den Trichomen fest verflechten und verfilzen. Ich glaube, dass wir es hier mit einer Wasser aufsaugenden Schicht zu tun haben, die die fehlende Wurzelhülle der Luftwurzeln ersetzt. Es ist leicht einzusehen, dass eine solche schwammige Schicht das Regenwasser in grosser Menge kapillar

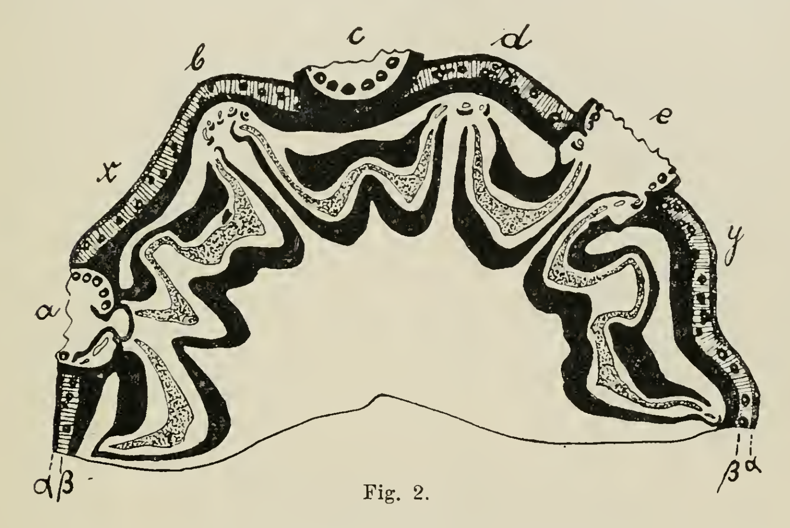


Fig. 2.

Querschnitt durch den Stamm von Dicksonia Karsteniana (nat. Gr.). Alle innerhalb von β gelegenen schwarzen Teile sind Stereom. Die Hauptgefässbündel sind punktiert, die Blattspurbündel nicht. Alle weissgehaltenen Teile sind Parenchym. *a, b, c, d, e* Blattnarben und Blattlücken. Gegenüber von x und y Erweiterungen der Parenchymzone innerhalb der Stereomscheiden der Hauptbündel. α Aussenschicht. β Faserzellschicht mit Luftwurzeln. Die Gefässbündel vor den Blattlücken sind Blattspurbündel.

festhalten und an die ziemlich zahlreichen Wurzelhaare der letzten Luftwurzelverzweigungen abgeben kann.

Wenn die Luftwurzeln absterben, so gehen die Trichome allmählich durch Verfaulen zu Grunde, während die ersteren viel widerstandsfähiger sind und noch sehr alte Stämme fest umklammern. Sie können hier das Hautgewebe auf das wirksamste unterstützen und dem Stamme einen guten Schutz gegen äussere Beschädigungen gewähren.

Bei Lygodium habe ich Trichome irgend welcher Art nicht wahrgenommen. Am Rhizom und an den Blattstielen von Drymoglossum kommen kleine Schuppenhaare ganz ähnlich denen von Hippophaë rhamnoides vor.

Zum Schlusse möchte ich noch eine merkwürdige Bildung am Stamme von Dicksonia Karsteniana wenigstens erwähnen, da es mir an frischem Material fehlt, um diese Frage endgültig zu entscheiden. Der ganze Stamm dieses Baumfarns wird mit Ausnahme der Blattnarben von einer filzigen 2—5 mm dicken Schicht bedeckt, deren Elemente aus haarähnlichen gebräunten Zellreihen bestehen, die seitlich nicht miteinander verwachsen sind. Äusserlich betrachtet sehen sie wie Gliederhaare aus, deren einzelne Glieder 0,2—0,4 mm lang sind. In dieser Schicht befinden sich die Luftwurzeln vollständig eingeschlossen. Auf der Aussenseite wird diese Haarfaserschicht von einer ungefähr 0,5 mm dicken ziemlich festen, ebenfalls gebräunten Schicht umgeben, deren Zellen fest aneinander schliessen und keine Zwischenräume zwischen sich frei lassen. Auf Längsschnitten sieht man, dass sie aus langgestreckten und vorn zugespitzten Zellen besteht, deren Wände grosse und meistens runde Tüpfel aufweisen. Diese Aussenschicht ist mit der Faserzellschicht fest verwachsen. Die Spitzen der Haarzellreihen sind an der Verwachsungsstelle häufig keulenförmig erweitert.

Die physiologische Leistung dieser Gewebe ist natürlich nur durch die Untersuchung von frischem Material einwandfrei festzustellen (Fig. 2, α, β).

IV. Das Leitungssystem.

a. Form und Verlauf der Hauptgefässbündel.

Wie man schon seit den Arbeiten von Mohl weiss, ist das Hauptleitungssystem des Stammes der Baumfarne als sogenanntes Bündelrohr ausgebildet. Nach van Tieghem[28] ist ein solches Bündelrohr im Laufe der phylogenetischen Entwicklung folgendermassen zustande gekommen: Zu Beginn der Differenzierung der Gewebe hat sich zuerst ein einziges axiles Leitbündel gebildet, das zunächst nur aus Hadrom bestand. Später stellte sich auch das Bedürfnis nach besonderen Eiweiss leitenden Zellen heraus. So entstand das Leptom, das, da es sehr zart gebaut ist, das Be-

streben zeigte, in die Mitte des Stammes zu rücken. Dort befand sich aber schon das Hadrom, so dass das Leptom gezwungen war, sich rings um dasselbe zu gruppieren, um möglichst geschützt zu sein. Auf diese Weise ist ein einziges zentralständiges Leitbündel, eine sogenannte Stele, entstanden. Mit der Erstarkung des Stammes

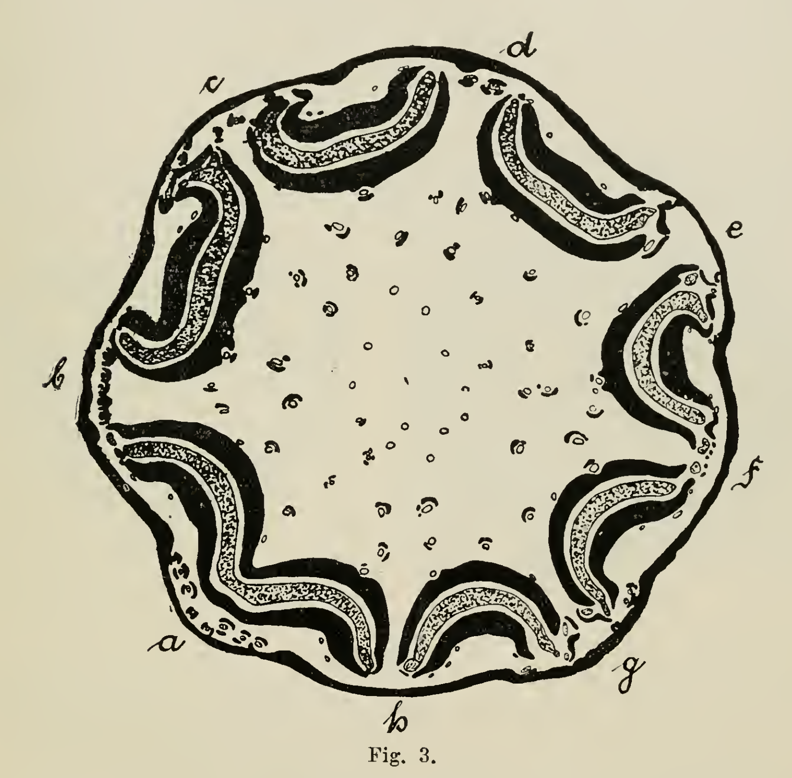


Fig. 3.

Querschnitt durch den Stamm von Cyathea usambarensis (nat. Gr.).
Alle schwarzgehaltenen Teile sind Stereom. Die Haupt- und Blattspurbündel sind punktiert, die mark- und rindenständigen Bündel nicht. Alles Übrige ist Parenchym. *a* Beginn einer Blattlücke, *b, c, d, e, f, g, h* Blattlücken. Die Gefässbündel vor den Blattlücken sind Blattspurbündel.

hat sich, ganz allgemein ausgedrückt, diese Stele bei den Pteridophyten in eine Anzahl Schizostelen verzweigt, die mehr nach der Peripherie des Stammes rückten. Um nun die Einheit des ganzen Organismus aufrecht zu erhalten, bildeten sich entweder zwischen den einzelnen Gefässbündeln Anastomosen aus, oder es verschmolzen

bei den Farnen, die ein Bündelrohr besitzen, die einzelnen Schizostelen seitlich an bestimmten Stellen so, dass bei den verschiedenen Arten mehr oder minder breite Lücken, die Blattlücken, frei gelassen wurden, durch die die Rinde mit dem Marke in Verbindung treten konnte. Bei den Baumfarnen sind diese Blattlücken ziemlich schmal und lang, während sie in den Rhizomen vieler unserer einheimischen Farne, z. B. Aspidium filix mas, im Verhältnis viel breiter und kürzer sind, so dass das Bündelrohr einen netzartigen Anblick gewährt.

Der Querschnitt eines Hauptbündels im Stamme der Baumfarne ist im einfachsten Falle V-förmig, wie es in Figur 2 zwischen d und e und in Figur 3 zwischen e und f, f und g, g und h zu

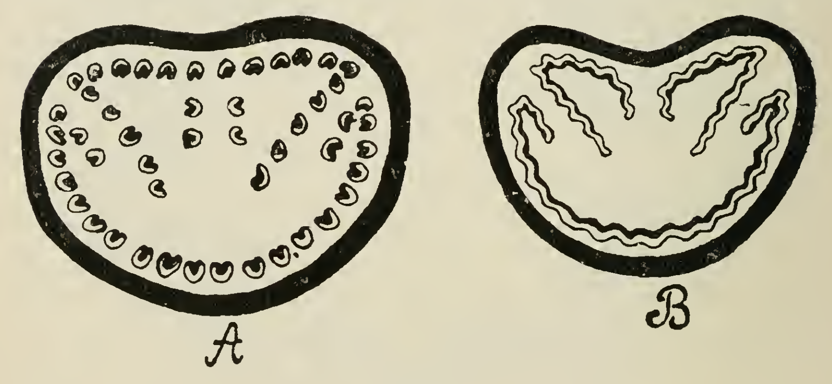


Fig 4.

Querschnitte durch den Blattstiel von Cyathea usambarensis (etwas vergrössert), *A* an der Basis, *B* dicht unter der Spreite. Alle schwarz gehaltenen Teile sind Stereom. Die Gefässbündel sind frei gelassen. Alles Übrige ist Parenchym.

sehen ist. Die konkave Seite weist immer nach aussen. Treten zwei solcher Schizostelen mit ihren benachbarten nach aussen gekrümmten Kanten zusammen, so entsteht ein W-förmiges Gefässbündel, das entweder diese Form beibehalten und sich bei Beginn der neuen Blattlücke wieder in 2 V-förmige trennen oder durch Verschwinden der mittleren Windung sich in ein V-förmiges zurückverwandeln kann. Umgekehrt ist es auch möglich, dass ein V-förmiges Gefässbündel im Längsverlauf allmählich in ein W-förmiges übergehen kann, indem sich in der Mitte des Bündels eine Wölbung nach aussen bildet. Solche mehr oder weniger W-förmigen Gefäss-

bündel stellen alle übrigen Hauptbündel der Fig. 3 dar. Bei Dicksonia Karsteniana kommt es auch vor, dass sich ein V-förmiges und ein W-förmiges Bündel vereinigen, so dass ein ziemlich breites wellenförmig gebogenes Gefässbündel entsteht (Fig. 2, gegenüber x).

Ganz anders ist die Anordnung der Bündel im Wedelstiel der Baumfarne. Hier bilden sie auf einem Querschnitt durch die Basis des Stieles (Fig. 4, A) 2 etwa halbmondförmige Bögen, einen auf der Oberseite und einen auf der Unterseite. Die Ränder dieser Halbmonde sind nach der Öffnung des unteren zu umgebogen. Etwa in der Mitte der Öffnung der oberen Kurve befinden sich noch einzelne Gefässbündel, gewöhnlich paarweise, die wir bei den markständigen Bündeln noch genauer zu betrachten haben. Der Querschnitt des einzelnen Blattstielbündels ist ebenfalls V-förmig, aber mit der konvexen Seite nach aussen, gerade umgekehrt wie es bei den Hauptbündeln des Stammes war (Fig. 5).

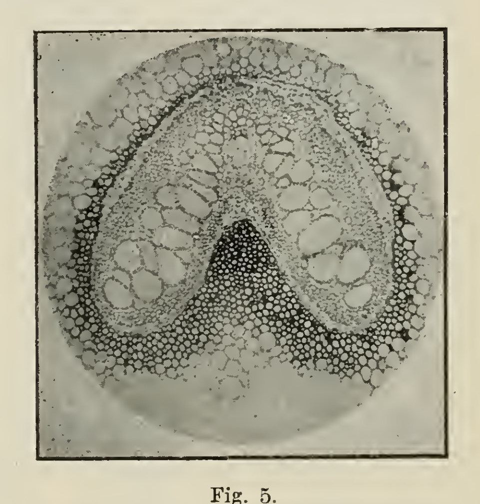


Fig. 5.

Querschnitt durch ein Blattstielbündel von Cyathea usambarensis (nach einer Photographie).

Verfolgt man die Gefässbündel nach dem oberen Teile des Blattstieles, dann sieht man, dass sie sich allmählich vereinigen. Zuerst verschmelzen sie im unteren Halbmonde mit ihren nach innen gebogenen Rändern; dann folgt der obere Halbmond derartig, dass er sich zuerst in der Mitte teilt und die Teilungsränder dann mit den unter ihnen liegenden einzeln stehenden Gefässbündeln zusammentreten, so dass daher dicht unter der Spreite des Wedels nur 3 grosse wellenförmig gebogene Sammelbündel vorhanden sind (Fig. 4, B).

Begleiten wir jetzt die Blattstielbündel in den Stamm! Da der etwa zylindrische Blattstiel dem Stamme schräg ansitzt, ist die Blattspur natürlich elliptisch. Die Blattspurbündel treten gegenüber der oberen Spitze einer Blattlücke in den Stamm ein, ver-

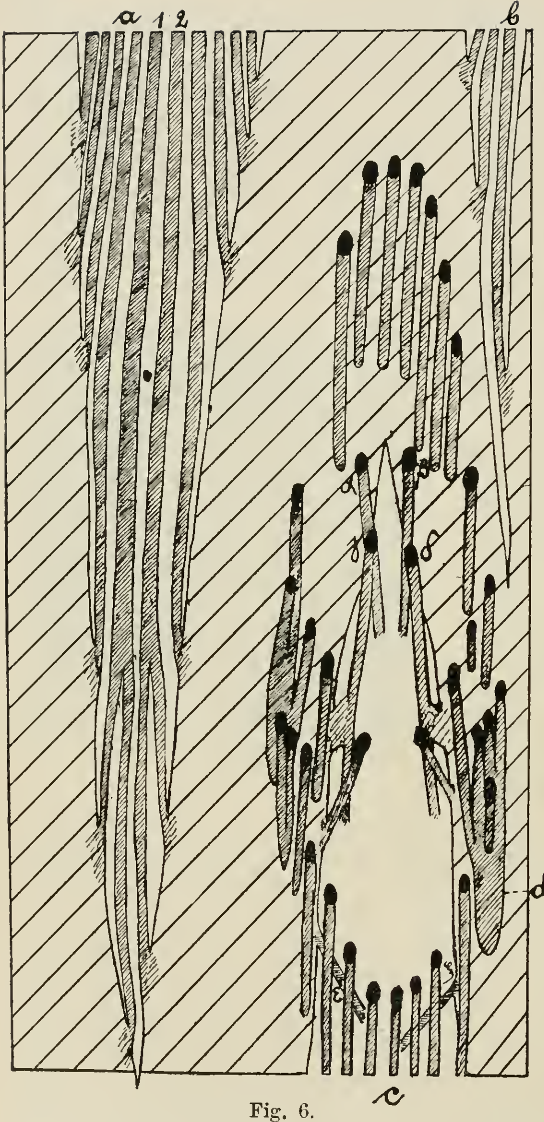


Fig. 6.

Verlauf der Blattspurbündel im Stamme von Alsophila crinita, von aussen gesehen, auf die abgerollte Stammzylinderfläche projiziert. Die Hauptbündel sind weit und die Blattspurbündel eng schraffiert. *a, b, c* Blattlücken, *d* sich in der Rinde vereinigende Blattspurbündel, 1,2 sich in der Blattlücke teilende Bündel, *α, β, γ, δ, ε, ζ* in das Mark eintretende Gefässbündel.

laufen schräg abwärts die innere Rinde hinunter und vereinigen sich in der Blattlücke mit den nach aussen gebogenen Rändern der beiden Hauptgefässbündel, die diese Lücke begrenzen. Häufig kommt es vor, dass sich mehrere Bündel in der Rinde vereinigen, bevor sie in die Hauptbündel eintreten (Fig 6, d). Andererseits ist es nicht selten, dass sich namentlich die untersten Blattspurbündel in der Blattlücke teilen, ehe sie sich mit den Hauptbündeln vereinigen (Fig. 6, 1,2). Eine Ausnahme machen die einzeln stehenden Bündel in der Öffnung des oberen Halbmondes, welche durch die Blattlücke hindurch in das Mark eintreten (Fig. 6, *α*, *β*, *γ*, *δ*). Der V-förmige Querschnitt der Blattspurbündel ist in der Rinde des Stammes mehr oder weniger verwischt, da sich die beiden umgebogenen

Ränder eines solchen Bündels häufig nähern, so dass eine U-Form entsteht, oder auch indem die Hadromelemente der beiden Ränder mit einander verschmelzen, so dass ein O-förmiges Bündel entsteht. Bei den mark- und rindenständigen Bündeln ist diese Veränderung noch stärker ausgeprägt.

Im Stamme und in den Blattstielen von Lygodium dichotomum ist nur ein einziges axiles Gefässbündel, eine einfache Stele, vorhanden, die einen ungefähr kreisförmigen Querschnitt hat.

Im Rhizom von Drymoglossum heterophyllum kommen drei vollständig getrennte Schizostelen vor, die durch das ganze Rhizom verlaufen und einen elliptischen Querschnitt haben. Das eine dieser Bündel ist stärker als die beiden anderen. Aus diesem stärkeren zweigen sich die Blattstielbündel ab, während aus den beiden anderen die Wurzelbündel entstehen (Fig. 7). Untereinander stehen diese drei durch allerdings nicht häufige Bündelanastomosen in Verbindung. Im Blattstiele sind 2 Bündel vorhanden, die, wenn sie in das Rhizom eintreten, sich jedes wieder in 2 Bündel teilen. Die beiden Teilbündel eines Blattstielbündels verlaufen im Rhizom nach entgegengesetzten Richtungen, bis sich von diesen 4 Teilbündeln je 2 in gleicher Richtung verlaufende zu einem vereinigen, worauf die Verschmelzung mit dem stärksten der 3 Rhizombündel eintritt (Fig. 7).

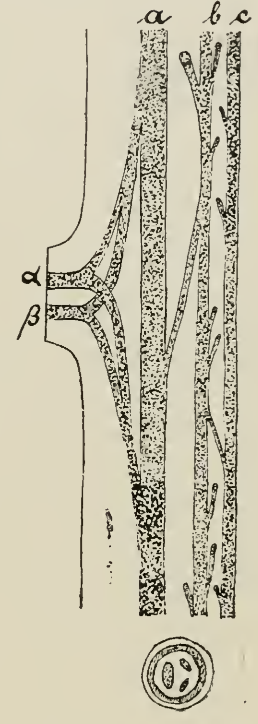


Fig. 7.
Gefässbündelverlauf im Rhizom von Drymoglossum heterophyllum, auf die abgerollte Rhizomzylinderfläche projiziert, von innen gesehen; a, b, c die 3 Rhizombündel, α, β die beiden Blattstielbündel, b und c mit Wurzelbündeln.

b. Form und Verlauf der mark- und rindenständigen Bündel.

Im Stamme der meisten Baumfarne kommen ausser dem Bündelrohr auch noch mark- und rindenständige Gefässbündel vor. Besonders das Mark der Cyathea- und Alsophilaarten ist vollkommen durchsetzt von ihnen, während die Rinde spärlicher damit versehen

ist. Der Ursprung der markständigen Bündel ist ein doppelter. Die meisten kommen aus den Blättern durch die Blattlücken hindurch schräg ins Mark herunter, und dann sind es immer diejenigen Bündel, welche in dem oberen Halbmondraum der Blattstielbündel einzeln stehen (Fig. 4, A und Fig. 6, α, β, γ, δ). Manchmal kommt es auch vor, z. B. bei Cyathea Imrayana, dass andere Blattstielbündel ins Mark hinabsteigen. Der andere Ursprung ist derjenige, dass sich von den nach aussen gekrümmten Rändern der Hauptbündel markständige Bündel abzweigen und ins Mark eintreten (Fig. 6, ε, ζ).

Im Marke selbst vereinigen sich sehr häufig diejenigen Bündel, die aus einer Blattlücke stammen, untereinander oder sie verschmelzen mit solchen, die aus einer nebenan befindlichen oder weiter unten liegenden Blattlücke ihren Ursprung haben. De Bary erwähnt auch [1], dass einige im Marke blind endigen sollen. Ich selbst habe dies nicht beobachten können, trotzdem ich bei Alsophila crinita auf successiven Stammquerschnitten, die mit einer sehr feinen Säge angefertigt wurden und etwa eine Dicke von $^3/_4$ mm hatten, etwa 10 markständige Bündel verfolgt habe. Alle vereinigten sich entweder untereinander oder mit solchen aus einer seitlichen oder weiter unten befindlichen Blattlücke. Manche wurden allerdings so klein, dass man sie mit blossem Auge nicht mehr wahrnehmen konnte; aber mit Hilfe einer schwachen Vergrösserung bei auffallendem Lichte war es leicht, ihren Verlauf zu verfolgen. Wenn daher blinde Endigungen wirklich vorkommen, was ohne weiteres nicht von der Hand zu weisen ist, so müssen sie mindestens bei Alsophila crinita sehr selten sein; das schliesst nicht aus, dass sie bei anderen Arten häufiger sind.

Um eine genaue Vorstellung von dem Verlauf aller dieser Bündel zu erhalten, wollen wir successive Stammquerschnitte von Alsophila crinita verfolgen. Wir fangen oberhalb einer Blattspur an. Das angeschnittene Hauptbündel ist W-förmig (vergl. auch Fig. 6). Weiter unten treten dann die obersten Blattspurbündel in den Stamm ein (Fig. 3, α) und vereinigen sich teilweise mit diesem W-förmigen Bündel. Hierauf teilt sich dieses Hauptbündel in 2 V-förmige, worauf das oberste Paar der 4 allein stehenden Blattspurbündel (Fig. 6, α, β) in den Stamm eintritt, die innere Rinde durchsetzt und durch die Blattlücke in das Mark eintritt. Alsdann tritt das

zweite Paar dieser 4 Bündel (Fig. 6, γ, δ) in den Stamm ein. In der Blattlücke schicken sie eine ziemlich breite Anastomose in den nahen Rand der benachbarten Hauptbündel und treten ebenfalls in das Mark ein. Von den nach aussen gebogenen Rändern der Hauptbündel zweigen sich unterdessen fortgesetzt rindenständige Bündel ab. Die jetzt folgenden Querschnitte zeigen eine grössere Strecke weit nichts besonderes; man sieht nur die Blattspurbündel sich mit den Hauptbündeln vereinigen, sowie rindenständige Bündel von den letzteren sich abzweigen. Jetzt erscheinen die Blattspurbündel des unteren Halbmondes im Stammquerschnitt, welche dadurch ausgezeichnet sind, dass sich in der inneren Rinde des Stammes von ihnen die Luftwurzelbündel abtrennen, die fast radial von der Abtrennungsstelle die innere Rinde durchsetzen und nach Durchbrechung des mechanischen Aussenringes mit den Luftwurzeln ins Freie treten (in Fig. 6 nicht gezeichnet). Auf einem Querschnitt fast am unteren Rande der Blattspur sieht man ein drittes Paar markständiger Bündel entstehen, (Fig. 6, ε, ζ), die keinen direkten Anschluss an die Blattspurbündel haben; denn sie entstehen auf beiden Seiten der Blattlücke aus den Hauptbündeln, die diese Lücke begrenzen. Unterhalb der Blattspur setzt sich die Blattlücke noch eine grosse Strecke weit fort, die oft noch länger ist als die Blattspur selbst. Gerade an dieser Stelle trennen sich besonders viele Luftwurzelbündel von den Blattspurbündeln, die diese untere Partie der Blattlücke bis zu Ende begleiten. Bevor sich die Blattlücke schliesst, hat sich auch das letzte Blattspurbündel mit den Hauptbündeln vereinigt, die, jetzt verschmolzen, wieder ein W-förmiges Bündel wie vorher bilden.

Bei Cyathea usambarensis sind die Verhältnisse ebenso; nur die Luftwurzeln fehlen.

Andere Verhältnisse haben wir jedoch im Stamme von Cyathea Imrayana. Hier treten die beiden obersten Bündel des oberen Halbmondes der Blattspurbündel direkt durch die Blattlücke in das Mark ein, ausserdem dann auch die beiden hier vorhandenen allein stehenden Blattspurbündel, die im Stamme durch je eine Anastomose mit dem benachbarten Hauptbündel verbunden sind. Ein drittes Paar markständiger Bündel ist nicht vorhanden.

Die mark- und rindenständigen Bündel fehlen bei Dicksonia Karsteniana; nach Mettenius trifft dies für die ganze Gruppe

der Dicksonieen zu, also auch für Cibotium u. s. w. Die rindenständigen Bündel allein fehlen bei Hemitelia capensis, ausserdem auch noch bei Cyathea arborea und Alsophila microphylla (Mettenius). Alle übrigen Baumfarne, die ich zur Verfügung hatte, besitzen beide Arten von Nebenbündeln.

Die rindenständigen Bündel trennen sich, wie schon oben erwähnt, in den Blattlücken von den Rändern der Hauptbündel ab und halten sich gewöhnlich ganz in der Nähe der äusseren Stereomscheide dieser Bündel. Es kommt aber auch seltener vor, dass sich diese rindenständigen Bündel von den Blattspurbündeln abzweigen, wenn sich diese schon innerhalb der Stereomscheiden der Hauptbündel befinden und im Begriffe stehen sich mit ihnen zu vereinigen. Niemals kommt es jedoch vor, dass ein Blattspurbündel direkt in die Rinde hinuntersteigt und zu einem rindenständigen Bündel wird, wie es ja im Marke der Fall ist. Die Zahl dieser aus einer Blattlücke entstehenden Rindenbündel ist nicht wie für die Markbündel konstant aber gewöhnlich viel grösser als bei diesen. Ich habe bis 14 in einer Blattlücke gezählt.

Der Querschnitt der Rindenbündel ist gewöhnlich viel kleiner als der der markständigen. Die V-Form ist hier gänzlich verloren gegangen. Die aus einer Blattlücke entstehenden Rindenbündel vereinigen sich häufig untereinander in der Rinde oder legen sich an solche an, die aus einer anderen Blattlücke stammen. Nach de Bary[1] sollen auch hier einige blind endigen.

Die übrigen Farnstämme, die mir zur Verfügung standen, waren zu kurz, als dass ich genaue Untersuchungen über den Verlauf dieser Bündel hätte anstellen können.

Fragen wir jetzt nach der physiologischen Leistung der mark- und rindenständigen Bündel, so dürfte diese Frage nicht schwer zu beantworten sein, wenn man weiss, dass Mark und Rinde der Baumfarne als Stärkespeicher fungieren. Bei Cyathea usambarensis und Alsophila crinita sind die betreffenden Zellen buchstäblich vollgepfropft mit Stärkekörnern, ähnlich wie es im Marke der Sagopalmen der Fall ist.

Es liegt auf der Hand zu vermuten, dass diejenigen Blattstielbündel, welche aus dem Blatte direkt ins Mark eintreten (Fig. 6, α, β), dazu dienen, überflüssige Kohlehydrate im Marke abzulagern. Dass etwa die Blätter aus dem Marke Wasser aufnehmen sollten, ist

wohl im Ernst nicht anzunehmen, da ja die übrigen etwa 30 Blattstielbündel mit dem Bündelrohr in Verbindung stehen. Eine weitere Stütze findet diese Vermutung noch darin, dass die mechanische Scheide, die diese für das Mark bestimmte Bündel im Blattstiele rings umgibt, sich schon in der Rinde in mehrere Stränge auflöst, die sich von der Endodermis eines solchen Bündels ein Stück entfernen. In den Zwischenraum treten dann gewöhnliche Parenchymzellen ein. Dadurch kommt das Bündel allseitig mit den Speicherzellen in Berührung, und die Abgabe der Kohlehydrate wird sehr erleichtert. Dazu kommt noch, dass die Endodermis aller markständigen Bündel gänzlich unverkorkt ist, weshalb der Durchtritt von Wasser und Nährstoffen keinen Widerstand findet.

Diejenigen Markbündel, die nicht die Fortsetzungen von Blattstielbündeln sind, die aber mit den Hauptbündeln zusammenhängen (Fig. 6, ε, ζ), haben natürlich eine andere Funktion, wahrscheinlich wohl diese, die im Marke gespeicherten Kohlehydrate nach Bedarf schneller in die Hauptbündel zu schaffen, als es durch die Markzellen selbst möglich wäre. Dies ist um so einleuchtender, als ein solches Hauptbündel vom Marke und von der Rinde durch je eine ungefähr 2,5 mm dicke Stereomscheide abgesperrt ist, die natürlich dem Durchtritt von Wasser und Nährstoffen grossen Widerstand bietet, wenn nicht denselben unmöglich macht. Nur an den Grenzen der Blattlücke, wo die beiden Scheiden zusammenstossen, sind mehrere Längsspalten vorhanden, durch die die Blattspurbündel eintreten und mark- und rindenständige Bündel austreten. Durch diese Spalten hindurch ist daher allein eine Kommunikation der Rinde und des Markes mit dem Bündelrohr möglich (Fig. 2 und 3).

Diejenigen markständigen Bündel, die sowohl die Fortsetzung eines Blattspurbündels sind als auch durch eine Anastomose mit dem Bündelrohr in Verbindung stehen (Fig. 6 γ, δ), haben natürlich die beiden eben beschriebenen Funktionen oder genauer drei. Die Hauptfunktion eines solchen markständigen Bündels ist sicherlich die Ablagerung von Stärke im Marke. Durch die Anastomose können aber zweitens die Assimilate des Blattes direkt in das Hauptbündel übergeführt werden, und drittens ist es auch möglich, dass die im Marke gespeicherten Stoffe durch die Anastomose in die Hauptbündel geleitet werden können. Dieser dritte Fall wird

wahrscheinlich dann eintreten, wenn das Blatt abgestorben ist. Bei Cyathea Imrayana ist dies sogar die einzige Möglichkeit, die Kohlehydrate aus dem Marke schnell in die Hauptbündel hineinzubekommen, da, wie oben erwähnt, besondere Bündel für die Leitung der gespeicherten Stoffe aus dem Marke in das Bündelrohr nicht vorhanden sind.

Bei den rindenständigen Bündeln liegen die Verhältnisse ebenso wie bei den markständigen; denn die Rinde unterscheidet sich hinsichtlich ihres Stärkegehaltes in keiner Weise vom Marke. Diejenigen wenig zahlreichen Bündel also, die sich von den Blattspurbündeln abtrennen, werden als Nebenfunktion die Leitung von Assimilaten in die Rinde besorgen, um sie dort abzulagern, während die übrigen wohl mehr zum Rücktransport der gespeicherten Kohlehydrate in die Hauptbündel dienen. Die Ausbildung aller dieser mit den Hauptbündeln zusammenhängenden Nebenbündel hat auch noch den Vorteil, dass Mark und Rinde leicht mit Wasser versorgt werden können. Durch die allseitige Verbindung einerseits der markständigen und andrerseits der rindenständigen Bündel untereinander kann der ganze Stamm nicht nur in der Blattregion sondern in seiner ganzen Länge als Stärkespeicher benutzt werden. Dies ist auch in der Tat der Fall; denn ich habe bei Cyathea usambarensis keinen Unterschied in der Menge der Stärke weder im oberen noch im unteren Teile des Stammes gefunden.

Sehr wahrscheinlich ist es auch ferner, dass die Blattspurbündel, die sich mit den Hauptbündeln vereinigen, Kohlehydrate an die Rinde abgeben können; denn ihre mechanische Scheide wird in der Rinde ebenfalls in mehrere Streifen aufgelöst, die von dem Bündel abrücken. In den Zwischenraum treten dann parenchymatische Rindenzellen ein, genau wie bei den markständigen Bündeln. Die Endodermis ist hier ebenfalls unverkorkt und würde einem Austausch von Nährstoffen keinen Widerstand bieten. Die Blattspurbündel können auf diese Weise sogar, wenn sie sehr dicht stehen wie bei Hemitelia capensis, die rindenständigen Bündel überhaupt überflüssig machen. Sicherlich ist dies auch bei den beiden anderen von Mettenius angeführten und oben erwähnten Alsophileen der Fall.

Das Fehlen der mark- und rindenständigen Bündel bei Dicksonia Karsteniana ist vielleicht dadurch zu erklären, dass dieser

Baumfarn auf einer niedrigeren Stufe der Entwicklung stehen geblieben ist. Der Transport der Kohlehydrate nach dem Leitparenchym der Hauptbündel ist also hier nur durch die Speicherzellen selbst möglich. Diese sind ihrer Funktion als leitende Organe dadurch angepasst, dass sie in Reihen angeordnet sind, was ich bei den Alsophileen nicht habe wahrnehmen können. Dadurch wird der Transport der Reservestoffe wenigstens einigermassen erleichtert.

c. Hadrom.

In den Wedelstielen und im Stamme der meisten Farne sind die Gefässbündel hadrocentrisch gebaut, d. h. das Leptom umgibt das Hadrom allseitig. Dies trifft auch für die Stämme und die Wedelstiele der Baumfarne zu. In sehr vielen Rhizomen und in allen Wurzeln der Farne geht der concentrische Bau in den radialen über, d. h. das Hadrom durchbricht an einzelnen Stellen, nämlich gegenüber den Primordialgefässgruppen, den Leptomring und grenzt unmittelbar an die Parenchymscheide. Das Rhizombündel von Polypodium glaucophyllum, das Haberlandt abbildet, kann daher als ein diarches radiales Gefässbündel angesehen werden, wie es auch in den Wurzeln aller unserer Farne vorhanden ist (vergl. Fig. 8).

Das Hadrom der von mir untersuchten Farne besteht aus Tracheïden und Hadromparenchym. Echte Gefässe kommen nur bei sehr wenigen Farnen vor, z. B. bei Pteridium aquilinum. Bei den Baumfarnen sind die Tracheïden von auffallender Grösse, namentlich im Bündelrohr. Ihre Weite beträgt hier bis 120 μ und ihre Länge bis 3 cm. Es sind gewöhnliche Treppentracheïden, deren quergestellte Tüpfel an den Wänden, an denen 2 Tracheïden zusammenstossen, fast über die ganze Wand verlaufen, während an den Wänden, die an Hadromparenchym grenzen, gewöhnlich mehrere Längsreihen von kurzen Tüpfeln vorhanden sind.

Die Tracheïden sind verholzt, d. h. sie geben mit Phloroglucin und Salzsäure die bekannte rote Färbung, die nach Czapek[20] von einem in verholzten Membranen immer vorhandenen Stoffe, den er Hadromal nennt, herrührt.

Die Zellen des Hadromparenchyms der Baumfarne haben ungefähr eine Weite von 35 μ und eine Länge von 80 μ. Die Zellen

führen ausser einem lebenden Protoplasten häufig kleinkörnige transitorische Stärke, was andeutet, dass sie als eine ihrer Funktionen die Leitung von Kohlehydraten zu besorgen haben.

Die Tracheïden von Lygodium dichotomum sind ebenfalls sehr

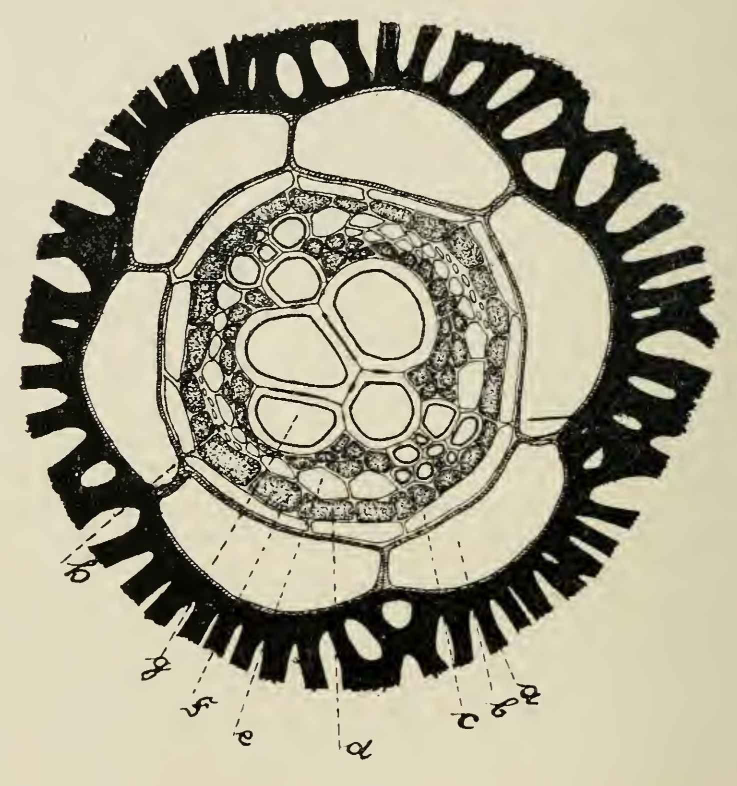


Fig. 8.

Querschnitt durch das Gefässbündel einer Wurzel von Lygodium dichotomum. *a* Stereom, *b* Speicherzellen, *c* Endodermis, *d* Pericambium, *e* Siebröhren, *f* Hadromparenchym, *g* Tracheïden, *h* Protoleptom.

weit und lang, was ja bei einer Kletterpflanze weiter nicht Wunder nehmen darf. Sie erreichen ungefähr dieselbe Grösse wie bei den Baumfarnen und sind ebenfalls verholzt wie auch die viel kleineren Tracheïden von Drymoglossum heterophyllum.

d. Protohadrom.

Das Protohadrom der Baumfarne ist in mancher Beziehung interessant. Die grossen concentrischen V-förmigen Bündel des Bündelrohres sind diarch; denn die Primordialgefässgruppen kommen an 2 getrennten Stellen des Hadroms und zwar an den nach aussen gebogenen Kanten dieser Bündel vor. Bei Dicksonia Karsteniana liegen sie gänzlich ausserhalb der sekundären Tracheïden, während dies bei meinen übrigen Baumfarnen, die sämtlich zur Gruppe der Alsophileen gehören, merkwürdigerweise nicht der Fall ist; denn die primären Tracheïden sind hier von den sekundären rings umgeben. Dieses abweichende Verhalten dürfte wohl schwer zu enträtseln sein. Alle übrigen Gefässbündel des Stammes und der Blattstiele der Baumfarne sind concentrisch und monarch. Die Protohadromelemente befinden sich in der Mitte der V-förmig gebogenen Bündel auf der konkaven Seite, und zwar dicht neben den sekundären Tracheïden, wie es besonders deutlich in den noch unentwickelten Blattstielen von Cyathea usambarensis zu sehen ist. Bei den mark- und rindenständigen Bündeln, die gewöhnlich einen O-förmigen Querschnitt zeigen, liegen diese Elemente in der Mitte des Bündels, von den sekundären Tracheïden rings umgeben. Manchmal bekommt man Schnitte durch mark- und rindenständige Bündel die 2 Primordialgefässgruppen enthalten. Man darf sich dadurch nicht irre führen lassen; denn diese gehören 2 verschiedenen Bündeln an, die sich vereinigt haben und deren Protohadromgruppen eine ganze Strecke nebeneinander verlaufen, ehe sie zu einem Strange verschmelzen.

In den schon erwähnten 3 grossen Sammelbündeln des Wedelstieles dicht unterhalb der Spreite (Fig. 4, B) sind die Protohadromgruppen der Einzelbündel gänzlich getrennt erhalten geblieben, so dass man häufig mehr als 10 dieser Gruppen in einem solchen Sammelbündel findet.

Die Luftwurzeln der Baumfarne besitzen ein axiles radiales Bündel, das je nach der Grösse 2 bis 4 Protohadromgruppen enthalten kann. Echte Wurzeln der Baumfarne standen mir nicht zur Verfügung. Dass aber in diesen die Gefässbündel ähnlich wie in den Luftwurzeln gebaut sind, zeigt der Querschnitt durch eine Wurzel von Alsophila australis bei Dippel (3, S. 476), die ein radiales tetrarches Gefässbündel enthält.

Die Gefässbündel im Stamm und in den Blattstielen von Lygodium dichotomum sind hadrocentrisch und scheinen 2 Protohadromgruppen zu enthalten, während die Wurzelbündel radial und diarch sind (Fig. 8).

Radial und diarch sind auch sämtliche Rhizom- und Wurzelbündel von Drymoglossum heterophyllum.

Die zuerst aus einem Procambiumstrang entstehenden Protohadromelemente der Baumfarne sind Ring- und Spiralgefässe, vorwiegend die ersteren. Aber schon kurze Zeit nach deren Bildung gesellen sich netzartig verdickte Gefässe zu ihnen, und zwar bereits dann, wann die Differenzierung der sekundären Gefässe eben erst angedeutet ist. In ausgewachsenen Stammteilen findet man selten gut erhaltene Primordialgefässe; sie sind gewöhnlich in lauter kurze Stücke zerrissen, ebenso auch die Netzgefässe. Da sie aus einer einzigen Zelle bestehen, müssen sie ebenso als Tracheïden bezeichnet werden, wie die sekundären Gefässe.

e. Thyllen.

Das Vorkommen von Thyllen bei Farnen ist sehr selten. Bisher führt nur Conwentz[2] für die Blattstielbündel von Cyathea insignis, einem in Mexico und Westindien einheimischen Farne, einen solchen Fall an. Ich bin nun in der glücklichen Lage, auch für Cyathea usambarensis das Vorkommen von Thyllen konstatieren zu können. Hier befinden sich diese in die Gefässe hineinragenden Auswüchse des Hadromparenchyms in älteren Blattstielen und in vielen markständigen Bündeln. Dieses Verstopfungsgewebe tritt zuerst in den Protohadromgruppen auf, und auf Querschnitten fällt diese Stelle sofort durch die ziemliche Grösse der Thyllen auf, die häufig einen doppelt so grossen Durchmesser haben als die umgebenden Parenchymzellen, deren Aussackungen sie bilden. Auf Längsschnitten findet man zwischen den ziemlich unregelmässigen Wänden der Thyllen die Fetzen der ehemaligen Primordialgefässe. Aber auch in den sekundären Tracheïden des Blattstieles treten die Thyllen auf. Die einzelnen Aussackungen berühren sich immer gegenseitig und lassen keine Lücken zwischen sich bestehen. Es ist daher kein Zweifel, dass sie hier als Verstopfungseinrichtungen fungieren. Im Bündelrohr und in den rindenständigen Bündeln habe ich keine Thyllen gefunden.

Bei den anderen Baumfarnen habe ich ebenfalls keine bemerken können. Dafür habe ich aber in manchen sekundären Tracheïden des Bündelrohres von Alsophila crinita einen braunen ölartig aussehenden Stoff gefunden, der das Lumen vollständig ausfüllt und sehr widerstandsfähig gegen Kalilauge und Säuren ist. Wir haben es hier mit einer Verstopfungseinrichtung anderer Art zu tun, die man namentlich bei dikotylen Bäumen längst kennt.

f. Leptom.

Für das Studium des Leptoms der Farne, das immer noch viele unaufgeklärte Punkte bietet, gibt es wohl kaum besseres Material als die Baumfarne. Hier sind nämlich die eiweissleitenden Elemente von ziemlicher Grösse, besonders im Bündelrohr des Stammes. Die Weite der Siebröhren in den Hauptbündeln beträgt bis 45 μ und ihre Länge 5 mm und darüber. Sie umgeben hier das Hadrom in 2 Reihen, die durch parenchymatische Zellen getrennt sind (Fig. 9). Die äussere Siebröhrenreihe wird sehr häufig auf grosse Strecken hin durch Leptomparenchym ersetzt, während die innere Reihe viel geschlossener ist und nur an einzelnen Stellen parenchymatische Unterbrechungen zeigt. Ausserdem befinden sich im Leptom zahlreiche parenchymatische Durchlassstellen, die auch das Protoleptom durchsetzen und die Verbindung zwischen Hadromparenchym und Parenchymscheide herstellen (Fig. 9, oben.)

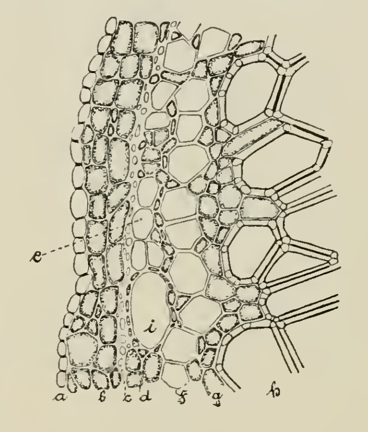


Fig. 9.
Querschnitt durch das Leptom eines Hauptbündels des Stammes von Cyathea usambarensis.
a Endodermis, *b* Parenchymscheide, *c* Protoleptom, *d* Leptomparenchym, *e* äussere Siebröhrenreihe, *f* innere Siebröhrenreihe, *g* Hadromparenchym, *h* Tracheïden, *i* Exkretbehälter.

Die Siebröhren der Baumfarne sind an den Enden zugespitzt, wie es bei allen Farnen und auch den Gymnospermen der Fall ist. Im Bündelrohr sind ihre Wände teils mit Siebtüpfeln teils mit gewöhnlichen Tüpfeln versehen. An den Wänden, die an Siebröhren grenzen, sind Siebtüpfel vorhanden und an der Grenze gegen

Parenchym, wie es scheint, nur einfache Tüpfel. Auffallend ist bei Cyathea usambarensis die bedeutende Grösse der Siebtüpfel namentlich an den Siebröhren der äusseren Reihe, wo sie auch durch Verdickungsleisten in mehrere Felder geteilt sind. Ihre Form ist gewöhnlich elliptisch mit quergestellter grosser Axe. Die Siebtüpfel der inneren Siebröhrenreihe sind kleiner und rundlicher und selten gefeldert.

Alle Siebtüpfel enthalten eine grosse Menge von merkwürdig kleinen Siebporen, von denen ich annehme, dass sie wirkliche Löcher sind wie bei den Angiospermen. Für die Farne wird dies nämlich von manchen Autoren bestritten. Indessen hat Poirault[23] für die Siebröhren mancher einheimischer Farne mit Bestimmtheit Löcher in den Siebtüpfeln nachgewiesen und es sehr wahrscheinlich gemacht, dass dies auch für die übrigen Farne zutrifft. Sehr deutlich treten die Siebtüpfel nach der Färbung mit Gentianaviolett in alkoholischer Lösung hervor; die Schliesshäute der Tüpfel sind dann viel schwächer als die Wand der Siebröhre gefärbt.

Der Inhalt der Siebröhren ist ein dünner Saft, in welchem sich kleine ungefärbte oder gelblich gefärbte Körnchen befinden, die an den Wänden ziemlich fest haften und häufig die Siebporen verstopfen. Diese Körnchen zeichnet eine grosse Widerstandsfähigkeit gegen Kalilauge und Salzsäure aus. Mit Jod färben sie sich gelb. Diese Reaktion führt auch de Bary[1] für den Siebröhreninhalt anderer Baumfarne und Potonié[15] für den unserer einheimischen Farne an.

Das Parenchym des Leptoms in den Hauptbündeln der Baumfarne besteht aus 2 verschiedenen Elementen. Manche Zellen, die namentlich die Unterbrechungsstellen der Siebröhrenreihen ausfüllen, unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Grösse kaum vom Hadromparenchym. Diese bilden wohl das eigentliche Leptomparenchym. Hingegen die Parenchymzellen der anderen Art, die sich namentlich zwischen den beiden Siebröhrenreihen befinden, sind viel schmaler und kürzer. Sie besitzen einen ziemlich grossen Zellkern und sind sehr plasmareich. Mit dem Leptomparenchym haben sie die einfache Tüpfelung gemeinsam. Da sie immer an Siebröhren grenzen, sind sie vielleicht als Geleitzellen-ähnliche Elemente aufzufassen, die dieselbe unbekannte Funktion haben wie die Geleitzellen der Angiospermen (Fig. 9).

Das Leptom der Blattstielbündel von Cyathea usambarensis

zeigt ein ganz anderes Bild wie im Stamm (Fig. 10). Auf Querschnitten sieht man nichts mehr von 2 Siebröhrenreihen, sondern eine grosse Anzahl viel engerer regellos gestellter Zellen, manche mit grossem Plasmareichtum, die meisten ohne deutlichen Primordialschlauch; die ersteren sind Parenchymzellen, die anderen eiweissleitende Zellen. Auf Längsschnitten sieht man gewöhnlich gar keine Siebtüpfel mehr, sondern neben Leptomparenchym langgestreckte und an den Enden zugespitzte Zellen mit einfachen Tüpfeln, die aber denselben Inhalt haben wie die Siebröhren der Hauptbündel des Stammes. Auch hier sind die Wände mit den kleinen ziemlich fest haftenden Körnchen bedeckt, die sich mit Jod gelb färben. Diese Zellen haben bei Cyathea usambarensis noch eine bemerkenswerte Besonderheit. Nämlich sie sind besonders an der Basis älterer Blattstiele mit netzförmigen ziemlich weit stehenden Verdickungsleisten versehen, die nach den oberen Teilen der Blattstiele hin immer undeutlicher werden und in jüngeren Blattstielen gar nicht vorhanden sind. Nach ihrem Inhalt zu urteilen, haben wir es also sicher mit Eiweiss leitenden Zellen zu tun, die die Siebröhren vertreten. Ich will sie daher „unechte Siebröhren" nennen. Ob sie mit den Cambiformzellen Haberlandts[23] identisch sind, kann ich ohne weiteres nicht behaupten, aber möglich ist dies. Das Vorkommen dieser einfach getüpfelten eiweissleitenden Zellen ist auch wohl der Grund, dass man in den Wedelstielen unserer einheimischen Farne so selten echte Siebröhren gefunden hat, während es ein leichtes ist, sie in den Rhizomen nachzuweisen.

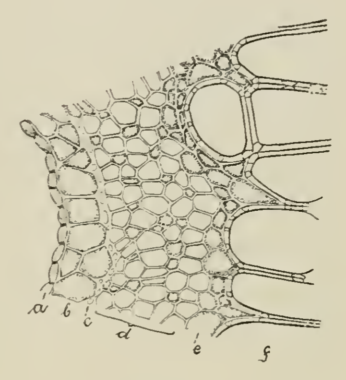


Fig. 10.
Querschnitt durch das Leptom eines Blattstielbündels von Cyathea usambarensis.
(Dieselbe Vergrösserung wie Fig. 9.)
a Endodermis, *b* Parenchymscheide, *c* Protoleptom, *d* Leptom, *e* Hadromparenchym, *f* Tracheïden.

Ausserdem sind in den Wedelstielbündeln der Baumfarne auch echte Siebröhren vorhanden, bei Cyathea usambarensis allerdings nur in geringer Anzahl und fast immer in Gruppen zu mehreren beisammen. Ihre ungefähr kreisrunden Siebtüpfel sind ziemlich

klein und stehen gewöhnlich weit auseinander. Eine Anordnung der Siebtüpfel in Gruppen, wie sie Dippel (3, S. 286) für Cyathea medullaris abbildet, habe ich hier nicht beobachten können. Das scheint also für die verschiedenen Arten verschieden zu sein. Geleitzellen-ähnliche Elemente habe ich im Leptom der Blattstiele nicht wahrgenommen.

In den mark- und rindenständigen Bündeln kommen gleichfalls echte und unechte Siebröhren vor, die ersteren jedoch in der Mehrzahl, also gerade umgekehrt wie im Blattstiele.

Sehr merkwürdig ist das Leptom des Stammes von Lygodium dichotomum gebaut. Auf Querschnitten umgibt es rings das Hadrom; aber an 2 ungefähr gegenüberliegenden Stellen ist es besonders stark entwickelt und ragt dort ein ganzes Stück in das Hadrom hinein. Die Längsschnitte zeigen, dass nur an diesen beiden auffallenden Stellen echte Siebröhren vorhanden sind. Im ganzen übrigen Teile des Leptoms befinden sich neben Parenchym langgestreckte, an den Enden zugespitzte und einfach getüpfelte Elemente, die hier nicht netzförmig verdickt sind, dafür aber in älteren Stämmen eine stärkere Wand besitzen als die Siebröhren. Da ihr Inhalt mit dem der Siebröhren übereinstimmt, haben wir es hier ebenfalls mit „unechten Siebröhren" zu tun.

In den Blattstielen der grundständigen Blätter sind die Verhältnisse dieselben; aber in den Blattstielen der Stammblätter fehlen im Leptom die beiden auffallend gross entwickelten Stellen. Es fragt sich also, ob auch die echten Siebröhren fehlen. Dies scheint in der Tat der Fall zu sein; denn ich habe trotz sehr vieler Längsschnitte, die ich daraufhin untersucht habe, keine finden können, wohl aber die bekannten „unechten Siebröhren." Das Fehlen der echten Siebröhren in kleinen Farnbündeln ist auch de Bary aufgefallen; denn er schreibt (1, S. 190): „Bei den kleineren Lycopodien, den Selaginellen, bei sehr vielen Filices mit kleinen und aus engen Elementen zusammengesetzten Gefässbündeln werden die Orte, wo sich die Siebröhren bei den bisher besprochenen Formen befinden, eingenommen von Elementen der gleichen Gestalt, Inhalts- und allgemeiner Wandbeschaffenheit, aber ohne deutliche Siebfelder oder Siebporen."

Bei Drymoglossum heterophyllum habe ich sichere Ergebnisse wegen der ziemlichen Kleinheit der Leptomelemente nicht erhalten.

g. Protoleptom.

Primäre Leptomelemente, die bereits in den noch im Wachstum begriffenen Gefässbündeln in Funktion treten, kann man besonders bei Baumfarnen, wo sie sehr schön entwickelt sind, gut beobachten (Fig. 9, c und 10, c). Sie umgeben rings das sekundäre Leptom, bilden aber keinen geschlossenen Ring, sondern lassen zahlreiche parenchymatische Durchgangsstellen offen. In den unausgewachsenen Hauptbündeln des Stammes kann man das Protoleptom sehr gut studieren. Bei Cyathea usambarensis, von der ich allein mehrere Stammscheitel besass, sieht man auf Querschnitten, dass die betreffenden Zellen schon im Jugendstadium collenchymatisch verdickt sind, ein Zeichen, dass sie auch zur Festigung des weichen Gewebes dienen. Diesen Standpunkt vertritt auch Bussow[16]. Auf Längsschnitten kann man deutlich 2 verschiedene Elemente unterscheiden, erstens echte Siebröhren, zweitens parenchymatische Collenchymzellen, beide mit unregelmässig verdickten Wänden. Die Siebröhren haben sehr schön ausgebildete, quer gestellte schmale Siebtüpfel. Im ausgewachsenen Stamme sind diese primären Siebröhren viel schmaler und länger als im Jugendzustand; die Siebtüpfel sind jetzt fast rund, was ein Zeichen ist, dass sich diese Zellen beim Längenwachstum mit ausgedehnt haben. Die Collenchymzellen, die im Jugendstadium gewöhnlich eine ellipsoidische Gestalt haben, sind mit einem sehr grossen Zellkern versehen, der oft mehr als die Hälfte ihres Lumens einnimmt. Bei der Streckung des Stammes wächst das obere und untere Ende dieser Zellen mit, so dass sie im ausgewachsenen Zustande eine langgestreckte und häufig zugespitzte Gestalt haben. Dieses Aussehen der Zellen ist auch wohl der Grund, dass man im Protoleptom der Farne so häufig echte mechanische Elemente gefunden haben will. Sicheren Aufschluss kann hier nur die Untersuchung des Procambiums geben, in welchem eine Anlage von echten Bastfasern wenigstens bei den Baumfarnen nicht zu finden ist.

Im Protoleptom der Blattstielbündel von Cyathea usambarensis finden sich ebenfalls 2 Elemente und zwar dieselben wie im Stamme, also echte Siebröhren und Collenchymzellen. Auch hier sind schon in der Jugend beide Zellarten collenchymatisch verdickt. Merkwürdig ist es jedenfalls, dass hier das Protoleptom nur echte

Siebröhren hat, während sie im sekundären Leptom vollständig in den Hintergrund treten und dafür die beschriebenen „unechten Siebröhren" vorhanden sind.

h. Parenchymscheide und Endodermis.

Das Mestom wohl aller Farne ist von einer Parenchymscheide umgeben, die nach aussen von einer Endodermis begrenzt wird. Die Parenchymscheide des Bündelrohres der Baumfarne ist gewöhnlich zweischichtig (Fig. 9), an manchen Stellen auch dreischichtig, selten vierschichtig. Man findet in den Zellen neben einem lebenden Protoplasten häufig feinkörnige transitorische Stärke, ein Zeichen, dass sie zur Kohlehydratleitung dienen. Diese Funktion wird auch dadurch angedeutet, dass sie in der Längsrichtung des Stammes gestreckt sind. Ihre Breite beträgt im Durchschnitt 35 μ und ihre Länge 70 μ. In den markständigen, rindenständigen sowie Blattstielbündeln ist die Parenchymscheide einschichtig und nur an wenigen Stellen auch zweischichtig (Fig. 10). Dasselbe gilt von den Gefässbündeln von Lygodium und Drymoglossum.

Die Endodermis der Baumfarne bietet in mancher Hinsicht Bemerkenswertes. Die Grösse der Zellen ist normal.

Radialer Durchmesser	15 μ
Tangentialer Durchmesser	22 μ
Länge	120 μ

Im Stamme sind ihre Wände stets unverkorkt, bis auf den Casparyschen Streifen, der hier schön ausgebildet ist. Dieses Fehlen der Verkorkung deutet wohl an, dass durch die ganze Endodermis hindurch der Durchtritt von Wasser und Nährstoffen möglich ist. Für die mark- und rindenständigen Bündel leuchtet dies auch ohne weiteres ein, da es ihre Funktion fordert. Aber auch die Endodermis der Hauptbündel grenzt an Stärke speichernde Parenchymzellen, die sich zwischen dem Gefässbündel und den beiden Stereomscheiden befinden (Fig. 2 und 3). Daher ist es sehr wahrscheinlich, dass auch die Hauptbündel die Fähigkeit haben, ausser durch mark- und rindensständige Bündel ebenfalls unmittelbar durch die Endodermis hindurch Kohlehydrate aufzunehmen. Bei Dicksonia Karsteniana, der bekanntlich die mark- und rindenständigen Bündel fehlen, ist dies sogar die einzige Möglichkeit, dass die gespeicherten Stoffe in die Gefässbündel hinein gelangen können.

Die Verkorkung des Casparyschen Streifens wird von Kroemer[24] und neuerdings von Rumpf[25] bestritten. Sie stützen diese Ansicht auf alle möglichen Farbenreaktionen. Möglich ist es ja, dass in dem Casparyschen Streifen der eine oder andere Stoff, der sonst in verkorkten Membranen vorhanden ist, fehlt und dafür ein anderer eingetreten ist, der die abweichende Färbung bedingt. Ob aber dadurch der Charakter der Verkorkung wirklich aufgehoben wird, ist doch sehr fraglig. Denn nach Czapek[26] ist das Suberin ein Sammelbegriff für verschiedene Stoffe, die dieselbe Funktion haben, nämlich die Membranen für Wasser und Luft undurchlässig zu machen. In Übereinstimmung mit verkorkten Membranen ist es jedenfalls, dass der Casparysche Streifen von konzentrierter Schwefelsäure nicht angegriffen wird.

Die Hauptfunktion der Casparyschen Streifen ist nach Schwendener[27] eine mechanische. Sie unterstützen die Endodermis in ihrer Funktion, die Turgordifferenzen innerhalb und ausserhalb des Gefässbündels unschädlich zu machen, auf das wirksamste. Das hohlzylindrische Netzwerk, das sie bilden, wirkt ähnlich wie die schützende Hülle eines Luftballons.

Arthur Meyer meint jedoch (25, S. 2), dass dem Casparyschen Bande eine besondere mechanische Bedeutung nicht zukomme. Dass in den Farnwurzeln die Bildung desselben zuerst über den Leptomgruppen auftritt, erklärt er damit, dass den Nährstoffen der Durchtritt durch die Radialwände der Endodermis verwehrt werden solle, während das Wasser leicht hindurch diosmieren könnte. Diese Annahme ist deswegen unwahrscheinlich, weil nicht einzusehen ist, was für einen besonderen Zweck der Durchtritt von Nährstoffen durch die Radialwände der Endodermis haben könnte.

Viel einleuchtender ist jedoch die Annahme, dass durch dieses ungleichmässige Auftreten des Casparyschen Streifens das bekanntlich sehr zarte junge Leptom vor einseitigem Turgordruck besonders geschützt werden soll, während die viel derberen Gefässe diesen Schutz nicht so nötig haben.

Die Endodermiszellen der Gefässbündel älterer Blattstiele von Cyathea usambarensis sind von einem hellbraunen Stoffe vollständig ausgefüllt, den auch Rumpf (25, S. 29) bei vielen Pterisarten gefunden hat. In diesem Falle sollen die Endodermiszellen verkorkt sein. Wenigstens hat Rumpf durch Färbung mit Sudan-

glycerin oder Scharlach R eine deutlich hervortretende Innenschicht an den Endodermiszellen wahrgenommen, die er für eine Suberinlamelle hält. Diese Schicht soll auch bei vielen anderen Farnen, z. B. Struthiopteris germanica, hier allerdings nur an den tangentialen Innenwänden, vorkommen (25, S. 25 ff.).

In den Endodermiszellen des Stammbündels von Lygodium dichotomum habe ich ebenfalls den besagten braunen Stoff gefunden, der das Lumen vollständig ausfüllt.

Was die Verstärkungen der Endodermis durch dickwandige Nachbarzellen anlangt, die bei unseren einheimischen Farnen so häufig sind, so sind Stereomscheiden, die nur diesem Zwecke dienen, bei den Baumfarnen überhaupt nicht vorhanden. Im Stamme dieser Farne grenzt die Stereomscheide nirgends an die Endodermis, sondern sie ist immer in mehrere Streifen geteilt und von der Schutzscheide durch Stärke speichernde Parenchymzellen getrennt. In den Blattstielen grenzt jedoch die Stereomscheide direkt an die Endodermis, so dass kein Zweifel sein kann, dass sie hier als Verstärkung derselben fungiert. Diese Stereomscheide ist aber, namentlich an der Innenseite der Gefässbündel, so stark ausgebildet, dass sie sicher auch zur Festigung des Blattstieles dient. Alle diese Fälle sollen daher im mechanischen System ausführlicher behandelt werden (Fig. 5).

Im Stamme von Lygodium dichotomum sowie im Rhizom von Drymoglossum heterophyllum besitzen die Gefässbündel keine Stereomscheide.

Die Parenchymscheide und die Endodermis haben bei den Baumfarnen ebenso wie bei den meisten anderen Farnen ein gemeinsames Bildungsgewebe, das Haberlandt Coleogen nennt. Im Stamm der Baumfarne, wo die Gefässbündel an Parenchym grenzen, entsteht das Coleogen aus dem Grundmeristem. In den Blattstielen von Cyathea usambarensis jedoch, wo die Gefässbündel direkt an die Stereomscheide grenzen, entsteht das Gefässbündel und die dazugehörige Stereomscheide aus einem gemeinsamen Procambiumstrang, und demgemäss ist hier das Coleogen procambialen Ursprungs.

i. Parenchymatische Elemente ausserhalb der Gefässbündel.

Diese Gewebe möchte ich deshalb im Anschluss an das Leitungssystem behandeln, weil sie ebenfalls als eine ihrer Funktionen die Leitung von Kohlehydraten zu besorgen haben, während ihre andere Funktion die Speicherung dieser Stoffe ist. Im Parenchym der Blattstiele herrscht die erstere, in dem der Stämme und der Rhizome die letztere Funktion vor. Dies bemerkt man auch deutlich an der Form der Zellen. Im Blattstiel von Cyathea usambarensis sind die betreffenden Elemente bedeutend in die Länge gestreckt, während sie im Stamm nur wenig länger als breit sind. Ihre Breite beträgt hier etwa 70 μ und ihre Länge 90 μ. Die Zellen der Parenchymzone, die die Hauptbündel des Stammes umgibt, unterscheiden sich in keiner Hinsicht von den Mark- und Rindenzellen. Gewöhnlich ist diese Zone um das ganze Bündel herum gleichmässig stark entwickelt; nur bei Dicksonia Karsteniana habe ich häufig starke Erweiterungen derselben gefunden (Fig. 2, gegenüber x und y).

In den Luftwurzeln der Baumfarne kommt zwischen dem mechanischen Ringe und dem Gefässbündel gewöhnlich eine einschichtige Zone von Parenchymzellen vor. In den echten Wurzeln scheinen diese Zellen zu fehlen; denn auf dem Querschnitte durch eine Wurzel von Alsophila australis, den Dippel abbildet (3, S. 476), grenzt das Gefässbündel direkt an das Stereom.

Im Stamme von Lygodium dichotomum sind die Rindenzellen merkwürdigerweise verdickt und verholzt, was vielleicht dadurch zu erklären ist, dass sie bei diesem Kletterfarn mechanisch beansprucht werden. Im Rhizom sind diese Zellen unverdickt und dienen zur Stärkespeicherung. In den Wurzeln dieses Farns ist die innere Rindenzone bis auf eine einfache Schicht weniger aber sehr grosser Stärke speichernder Zellen zurückgegangen, deren Wände stark getüpfelt sind (Fig. 8, b). Ihr radialer Durchmesser beträgt 65 μ, der tangentiale 150 μ und ihre Länge etwa 100 μ. Diese Zellen sind also beträchtlich viel breiter als lang.

Im Rhizom von Drymoglossum heterophyllum wird das parenchymatische Grundgewebe durch den mechanischen Ring in eine äussere und eine innere Rinde geteilt, deren Zellen nichts Besonderes bieten. In den Wurzeln fehlt die stärkespeichernde innere Rindenschicht wie auch bei sehr vielen anderen Farnen.

V. Das mechanische System.

a. Bau und Anordnung des mechanischen Systems.

Das mechanische System der Baumfarne ist ganz abweichend von dem jeder anderen Pflanzengruppe gebaut und angeordnet. Um uns über die Lage desselben zu informieren, betrachten wir Fig. 3, die einen Stammquerschnitt von Cyathea usambarensis darstellt. Alle schwarz gehaltenen Teile sind Stereom, das auch als natürliche Färbung ein dunkles Schwarzbraun zeigt. Wir sehen also, dass zu äusserst ein peripher gelegener mechanischer Ring vorhanden ist, dessen Wanddicke ungefähr 1,5 mm beträgt, während der Stammdurchmesser 60 mm ist. Das Verhältnis dieser beiden Zahlen ist also $\frac{1}{40}$. Es fragt sich daher, ob ein so dünner mechanischer Ring zur Herstellung der Biegungsfestigkeit des Stammes hinreicht. Die Biegungsfestigkeit eines Hohlzylinders hängt natürlich von der Güte des Materials ab, aus dem er besteht. In pflanzlichen Organen, wo er aus Bastfasern zusammengesetzt ist, muss er im Minimum $\frac{1}{7}$ bis $\frac{1}{8}$ des Organdurchmessers stark sein, um den Ansprüchen der Biegungsfestigkeit zu genügen, wie Schwendener zuerst nachgewiesen hat. Für Schmiedeeisen könnte er eine etwas geringere Dicke haben, während er für Gusseisen etwas stärker sein müsste, um biegungsfest zu sein. Wir sehen also, dass das Verhältnis $\frac{1}{40}$ für Stereom bei weitem nicht ausreichen würde zur Herstellung der Biegungsfestigkeit des Stammes dieses Baumfarnes. Bei Dicksonia Karsteniana ist der äussere Stereomring etwas dicker aber ebenfalls nicht ausreichend.

Die Biegungsfestigkeit des Stammes ist dadurch hergestellt worden, dass bei allen Baumfarnen die beiderseitigen Stereomscheiden der Hauptbündel ausserordentlich stark entwickelt sind (Fig. 2 und 3). Die Dicke einer solchen Scheide ist bei Cyathea usambarensis etwa 2,5 mm, und die Stärke dieses dreifachen mechanischen Ringes von aussen bis zum inneren Rande der inneren Stereomscheide beträgt mit dem Füllgewebe 11 mm. Das Verhältnis dieser Dicke zum Stammdurchmesser ist ungefähr $\frac{1}{5,5}$ und liegt daher innerhalb der Grenzen der zur Herstellung der Biegungsfestigkeit nötigen Wanddicke eines Skelettringes.

Da die Stereomscheiden die Hauptbündel in einem sich un-

gefähr gleichbleibenden Abstande begleiten, so nehmen sie ebenfalls die Form derselben an. An einem V-förmigen Bündel sind also beide Scheiden gleichfalls V-förmig gebogen. Sie sind gewöhnlich in ihrem mittleren Teile, also an der am weitesten nach innen liegenden Stelle, am dicksten und werden an den nach aussen zeigenden Rändern allmählich etwas schwächer. Treten 2 V-förmige Hauptbündel zu einem W-förmigen zusammen, oder verwandelt sich ein V-förmiges in seinem Verlaufe allmählich in ein W-förmiges, so tun es auch die Stereomscheiden. Es entstehen auf diese Weise die wellenförmig gebogenen Scheiden, deren physiologische Leistung schon Potonié[14] erkannt hat. Treten mehr als 2 solcher V-förmigen Scheiden zusammen, so ist die Wellblechform besonders schön ausgebildet (Fig. 2, a).

Es ist nicht schwer einzusehen, dass eine solche V-Scheide der Gefahr einer Einknickung viel weniger ausgesetzt ist als eine ungebogene Platte von gleichem Querschnitt. Denken wir uns eine solche ebene rechteckige Platte von b mm Breite und h mm Höhe, so wäre das Mass ihres Biegungsmomentes $W = \frac{b\,h^3}{12}$. Eine bei Cyathea usambarensis gemessene innere V-förmige Stereomscheide hatte die Dicke h = 2,5 mm und die Breite b = 22,5 mm. Das Mass ihres Biegungsmoments wäre also im ungebogenen Zustande $\frac{22{,}5 \cdot (2{,}5)^3}{12}$. Das ergibt ungefähr W=29. Denken wir uns jetzt diese Platte in der Mitte längs gebogen, und zwar so stark, dass der Winkel zwischen den beiden Schenkeln des V gleich Null wird, so haben wir in diesem Falle augenscheinlich das Maximum der Biegungsfestigkeit erreicht, das bei einer solchen V-Scheide überhaupt erzielt werden kann. Die Breite dieses so entstandenen Trägers von rechteckigem Querschnitt wäre also jetzt 2 h und die Höhe $\frac{b}{2}$. Das Mass des Biegungsmoments ist also in diesem Grenzfalle $W = \frac{2\,h\,(\frac{b}{2})^3}{12} = \frac{h \cdot b^3}{48} = \frac{2{,}5 \cdot (22{,}5)^3}{48}$. Das ergibt ungefähr W = 593.

Wir sehen also, dass dieser Wert ganz erheblich grösser ist als der erstere. Da bei den verschiedenen Arten der Baumfarne der Winkel zwischen den V-Schenkeln verschieden gross ist, so variiert natürlich auch das Mass des Biegungsmoments je nach der

Grösse dieses Winkels, und zwar je kleiner der Winkel, desto grösser der Biegungswiderstand. Hierdurch ist wohl genügend klar erwiesen, dass eine V-förmige Scheide einen viel grösseren Widerstand gegen Einknickungen bietet als eine ebene Platte von gleichem Querschnitt.

Aus der grossen Biegungsfestigkeit einer einzelnen V-Scheide kann man jedoch durchaus nicht die Biegungsfestigkeit des Stammes herleiten. Diese ist nämlich erstens abhängig von dem Querschnitt des mechanischen Systems und steht zweitens in Beziehung zu dem Quadrat der Abstände der Mittelpunkte der einzelnen V-Scheiden von der neutralen Faser. Da der Querschnitt der einzelnen Scheiden sich nicht verändert hat, fragt es sich also, ob durch die Faltung der Abstand ihrer Mittelpunkte von der neutralen Faser beträchtlich zugenommen hat oder nicht. Wie der Augenschein lehrt, ist dies in so geringem Masse geschehen, dass ein grosser Vorteil nicht erzielt worden ist. Die V-förmige Ausbildung der Stereomscheiden des Stammes der Baumfarne steht daher nur insofern in Beziehung zur Biegungsfestigkeit dieses Organs, als dadurch das Einknicken auf der Druckseite vermieden wird.

Betrachten wir jetzt die Anordnung des mechanischen Systems. Wenn der mechanische Aussenring am Stamme der Baumfarne fehlen würde, was ja bei einigen Arten der Fall sein soll (?), so wären die beiden Stereomscheiden der Hauptbündel vollkommen ausreichend, um den Stamm biegungsfest zu machen. Man könnte sie dann als die beiden Gurtungen eines doppelten T-Trägers auffassen. Da aber bei den von mir untersuchten Baumfarnen ein Aussenring vorhanden ist, werden diese Verhältnisse doch etwas komplizierter und schwieriger verständlich. Man ist daher wohl anzunehmen genötigt, dass der mechanische Aussenring als äussere Gurtung und die innere Stereomscheide als Gegengurtung eines T-Trägers fungieren, während der äusseren Stereomscheide, die etwa die Mitte zwischen den beiden Gurtungen einnimmt, nur eine lokalmechanische Bedeutung zukäme. Schwer verständlich bliebe jedoch immer die bedeutende Stärke der äusseren Stereomscheide, die in dieser Hinsicht von der inneren nicht verschieden ist, oder man müsste annehmen, dass dem mechanischen Aussenringe eine Bedeutung für die Biegungsfestigkeit des Stammes nicht zukäme, was aber sehr wenig wahrscheinlich ist. Ebenso erscheint es ausgeschlossen, dass

alle 3 Festigungseinrichtungen als Architekturteile wirksam sind; denn ein solcher Träger mit 3 Gurtungen wäre, wie leicht einzusehen, höchst unrationell gebaut und würde kaum mehr leisten als ein Träger mit 2 Gurtungen.

Möglicherweise liegt die physiologische Leistung der äusseren Stereomscheiden der Hauptbündel auf einem ganz anderen Gebiete. Es ist jedenfalls beachtenswert, dass bei Dicksonia Karsteniana der mechanische Aussenring der Wedelstiele mit den beiden äusseren Stereomscheiden der einer Blattlücke benachbarten Hauptbündel verwachsen ist, (Fig. 2, a, e), was klar zeigt, dass die Wedel hier ihre Hauptstütze haben. Daher ist es wohl verständlich, dass diese Scheiden so stark ausgebildet sind, um nämlich die Last der oft sehr grossen Wedel tragen zu können. Bei den Alsophileen dagegen ist der mechanische Skelettring der Wedelstiele mit dem Aussenringe des Stammes verwachsen, weshalb die Wedel auch wohl an dieser Stelle ihre Hauptstütze haben. Da jedoch hier die Stereomstränge der Blattspurbündel, die mit den Aussenscheiden der Hauptbündel verwachsen sind, so merkwürdig kräftig, viel stärker als bei Dicksonia, entwickelt sind, so glaube ich daraus schliessen zu können, dass auch hier die besagten Scheiden zur Befestigung der Wedelstiele wenigstens herangezogen werden, was dann auch die bedeutende Dicke dieser Aussenscheiden erklären würde. Alle diese bisher besprochenen Stereomscheiden und -stränge dienen natürlich auch zum Schutze der von ihnen umschlossenen Gefässbündel.

Die markständigen Bündel werden wenigstens eine Strecke weit von gewöhnlich mehreren Stereomsträngen begleitet, die von den Bündeln durch Parenchym getrennt sind, wie schon oben erwähnt wurde. Die Geleitstränge der aus dem Blatte stammenden Markbündel können in der Blattlücke durch Anastomosen mit den Hauptbündelscheiden zusammenhängen oder nicht. Bei Alsophila crinita ist gewöhnlich für alle 4 Bündel dieser Art das erstere der Fall, bei Cyathea usambarensis gewöhnlich nur für das zweite Paar, während die Stereomstränge des obersten Paares glatt durch die Blattlücke hindurchgehen. Diese Verhältnisse sind übrigens, wie ich mich wiederholt überzeugt habe, selbst in den Blattlücken desselben Stammes nicht constant. Die Geleitstränge derjenigen markständigen Bündel, die ihren Ursprung an den nach aussen ge-

krümmten Rändern der Hauptbündel haben, (Fig. 6, ε, ζ), sind auch zugleich an der Abzweigungsstelle mit den Hauptstereomscheiden verbunden.

Die Stereomstränge begleiten die markständigen Bündel bis tief in das Mark hinein. Im Marke selbst findet man um ein solches Bündel herum gewöhnlich 2—3 Stränge, manchmal aber auch bis 5. Die einzelnen Stränge vereinigen sich häufig teilweise miteinander und trennen sich wieder, so dass ein solches Bündel wie von einem langmaschigen hohlzylindrischen Netze aus mechanischen Elementen eingehüllt erscheint. Man kann diese Verhältnisse am besten auf succesiven Querschnitten verfolgen. Je mehr sich die markständigen Bündel der Mittellinie des Stammes nähern, um so spärlicher werden die Stereomstränge, bis sie schliesslich alle blind endigen, während das Gefässbündel seinen Lauf fortsetzt. Nähert sich ein markständiges Bündel der inneren Stereomscheide eines Hauptbündels, so vereinigen sich seine Stereomstränge nach und nach mit dieser Stereomscheide, und dafür bildet sich in derselben häufig eine Rinne, in welcher das markständige Bündel verläuft (Fig. 3). Bei Hemitelia capensis fehlen den wenigen und sehr kleinen markständigen Bündeln die Stereomstränge ganz und gar. Sie befinden sich dafür alle in der Nähe der inneren Stereomscheide der Hauptbündel und niemals mitten im Marke.

Diese eben besprochenen Merkmale lassen wohl keinen Zweifel darüber, dass die mechanischen Begleitstränge der markständigen Bündel nur zu deren Schutz vorhanden sind, trotzdem sie nicht an die Endodermis derselben grenzen. Das zeigt deutlich das Fehlen des Stereoms um die Mitte des Stammes herum, wo die Zug- und Druckspannungen auf ein Minimum beschränkt sind, und ebenfalls die Anlehnung der Bündel an die innere Stereomscheide der Hauptbündel, um dort Schutz zu suchen.

Die rindenständigen Bündel haben gewöhnlich keine Stereomstränge. Sie befinden sich dafür meist ganz in der Nähe der äusseren Stereomscheiden der Hauptbündel und sind diesen Scheiden häufig dicht angeschmiegt. Nach de Bary[1] soll es sehr selten vorkommen, dass mechanische Geleitstränge bei diesen Bündeln hin und wieder vorhanden sind, wahrscheinlich wohl bei solchen Baumfarnen, die eine sehr dicke Rinde besitzen.

Im Blattstiele liegen die mechanischen Verhältnisse anders wie im Stamme. Bei Cyathea usambarensis, von der ich Wedelstiele besitze, ist ein subcorticaler mechanischer Ring ausgebildet, dessen Wanddicke etwa 1 mm beträgt, während der Stiel selbst 18 mm dick ist. Die ausserhalb des Ringes gelegene hier unverkorkte Rindenzone ist ungefähr 0,25 mm stark. Da das Verhältnis der beiden ersteren Grössen $\frac{1}{18}$ ist, so reicht der mechanische Ring allein zur Herstellung der Biegungsfestigkeit insbesondere zur Vermeidung des Einknickens auf der Druckseite nicht aus. Auch hier unterstützen ihn die Stereomscheiden der Gefässbündel (Fig. 4). Besonders der nach innen liegende Teil der Scheiden ist ziemlich stark entwickelt (Fig. 5) und besteht aus echten mechanischen Zellen, während der äussere Teil viel schwächer ausgebildet und nur aus verdickten parenchymatischen Elementen zusammengesetzt ist.

Die mechanische Bedeutung der Stereomscheiden der Blattstielbündel tritt besonders in den höher gelegenen Teilen des Blattstieles hervor, wo sich die Bündel allmählich zu den erwähnten 3 grossen Sammelbündeln vereinigen (Fig. 4, B). Die Stereomscheiden vereinigen sich dann gleichfalls, zuerst die des unteren Halbmondes der Blattstielbündel, und bilden um ein solches Sammelbündel 2 sehr lange ebenfalls wellenförmig gebogene Belege, die an den Rändern fest miteinander verwachsen sind. Auch hier ist der innere Stereombelag sehr stark entwickelt, während der äussere viel schwächer ist und wohl nur zur Verstärkung der Endodermis dient. Die mächtige Ausbildung des inneren Teiles dieser Scheiden wäre wohl kaum verständlich, wenn auch dieser nur zur Verstärkung der Endodermis vorhanden wäre, was nicht ausschliesst, dass er auch ausserdem noch diese Funktion hat; denn er grenzt ebenfalls direkt an die Endodermis. Dieser innere Teil der Scheide ist daher als die innere Gurtung eines Trägers aufzufassen, dessen äussere Gurtung hier der mechanische Aussenring vorstellt, der im Blattstiel relativ viel stärker entwickelt ist als im Stamme.

In den Luftwurzeln der Baumfarne, die bei Alsophila crinita, Alsophila spec., Cyathea Imrayana und Dicksonia Karsteniana vorkommen, ist als einziges Festigungsorgan ein sehr starker mechanischer Ring ausgebildet, der von der Epidermis bis fast an das zentralständige Gefässbündel heranreicht. In einer 0,93 mm dicken

Luftwurzel von Alsophila crinita war die Wanddicke des mechanischen Ringes 0,25 mm; sie betrug also $\frac{1}{3,7}$ der Wurzelstärke.

Diese ausserordentlich starke Ausbildung des Stereoms erklärt sich wohl aus der doppelten Inanspruchnahme der Luftwurzeln je nach der Windrichtung, da sie mit dem Stamme fest verflochten sind. Sie werden nämlich sowohl auf Zug als auf Druck beansprucht. Hieraus erklärt sich auch die peripherische Lage des Skelettringes, was bei echten Wurzeln, von den Stützwurzeln abgesehen, niemals vorkommt, da sie nur auf Zug beansprucht werden.

Zu erwähnen sind an dieser Stelle auch noch die kegelförmigen Blattstieldornen von Cyathea usambarensis. Solche Dornen müssen nach Schwendener strebefest gebaut sein, d. h. die mechanischen Elemente müssen an der Peripherie liegen. Dies ist auch bei diesen Dornen der Fall; denn das mechanische Gewebe bildet einen subepidermalen Ring. Ihre Spitze besteht ganz aus mechanischen Zellen, die ausserdem noch sehr hart sind. Das Innere besteht aus Parenchym, das mit der äusseren Rinde des Blattstieles in Verbindung steht, weshalb diese Dornen keine blossen Anhangsgebilde der Epidermis darstellen.

Im Stamme und in den Blattstielen des Kletterfarns Lygodium dichotomum ist ein subepidermaler Stereomring ausgebildet. Im Stamme ist ausserdem noch das zwischen dem zentralen Gefässbündel und dem mechanischen Ringe gelegene Parenchym stark verdickt und verholzt, wohl ein Zeichen, dass auch dieses mechanisch beansprucht wird. Das ist bei Kletterpflanzen weiter nicht auffallend, da sie nach Haberlandt auch auf Zug beansprucht werden[23]. Die Blattspreite dieses Farns wird durch die Blattrippen biegungsfest gemacht, die als einfache I-Träger ausgebildet sind; ausserdem ist auch noch ein einschichtiger Ring stark verdickter Parenchymzellen um die Gefässbündel der Spreite vorhanden, der aber wohl mehr zur Verstärkung der Endodermis da zu sein scheint. Dass der mechanische Ring in den Wurzeln dieses Farns fast bis zum zentralen Bündel herangerückt ist, ist darauf zurückzuführen, dass diese Organe auf Zug beansprucht werden (Fig. 8).

Im Rhizom von Drymoglossum heterophyllum ist ebenfalls ein mechanischer Ring vorhanden, der aber von der Epidermis durch eine ziemlich dicke Rinde getrennt ist. Die genauen Grössen-

verhältnisse sind folgende: In einem Rhizom, dessen Halbmesser 359 μ betrug, war die Dicke der Rinde ausserhalb des mechanischen Ringes 112 μ, die Dicke des Stereomringes 92 μ und der Halbmesser des zentralen Parenchymzylinders, in dem sich auch die Gefässbündel befinden, 155 μ. Der mechanische Ring hat demnach eine nach innen verschobene Lage. Diese auffallende Lagerung ist vielleicht dadurch zu erklären, dass diese Rhizome nach Holtermann mit ihren vorderen Enden, die zahlreiche Blätter tragen, an den Baumstämmen herabhängen und hier nur lose mit ihrer Unterlage verbunden sind. Daher kommt es, dass sie etwas auf Zug beansprucht werden, weshalb der mechanische Ring nach innen rückt.

In den Blattspreiten dieses Farns sind nur an den basalen Teilen deutliche Blattrippen sichtbar, die hier als I-Träger ausgebildet sind. In dem grössten Teile der Spreite fehlt dieser Schutz vollständig. Hier ist nur wie auch in den Wurzeln eine einschichtige Stereomscheide um die Bündel vorhanden. Die Biegungsfestigkeit der Spreite stellt jedoch die sehr starke pergamentartige und mit wellenförmigen Radialwänden versehene Epidermis her, die auch dem Blatte seine aussergewöhnliche Steifigkeit verleiht. In den Wurzeln von Drymoglossum heterophyllum dient die einschichtige Stereomscheide des Gefässbündels zugleich zur Herstellung der Zugfestigkeit, da andere mechanische Elemente hier nicht vorhanden sind.

b. Die mechanischen Zellen.

Das Bemerkenswerteste an den mechanischen Zellen der Baumfarne ist, dass sie trotz ihrer starken Braunfärbung einen lebenden Protoplasten besitzen und nebenbei zur Stärkespeicherung dienen. Bastfasern mit abgestorbenem Protoplasten scheinen überhaupt nicht vorhanden zu sein. Die betreffenden Zellen des mechanischen Aussenringes sowie aller Stereomscheiden und -stränge sind lang gestreckt, an den Enden zugespitzt und ziemlich stark verdickt. Ausserdem sind sie mit linksschiefen meistenteils spaltenförmigen Tüpfeln versehen. Kurz, sie unterscheiden sich sonst in keiner Hinsicht von echten Bastfasern. Es kommen jedoch auch linksschiefe nicht spaltenförmige sondern elliptische Tüpfel vor, besonders an den Bastfasern des mechanischen Aussenringes. Im

Rhizom von Lygodium dichotomum haben die Bastfasern merkwürdigerweise runde Tüpfel, ein Fall, der wohl sehr selten sein dürfte.

Die Länge der Bastfasern beträgt in den Stereomscheiden des Bündelrohres der Baumfarne bis 2,5 mm, im Durschnitt jedoch nur 1,8 mm. In den Stereomsträngen der markständigen Bündel sind die Zellen viel kürzer. Ihre Länge beträgt hier etwa 0,6 mm. Im mechanischen Aussenring des Stammes finden sich neben echten Bastfasern auch Sklerenchymzellen mit runden Tüpfeln. Diese Zellen kommen jedoch nur in den Lücken des mechanischen Aussenringes gegenüber den Ansatzstellen der Blätter vor. Solange nämlich die Blätter in voller Tätigkeit sind, befindet sich gegenüber den Ansatzstellen im mechanischen Ringe des Stammes eine parenchymatische Lücke, durch die das Parenchym des Blattstieles mit dem des Stammes kommuniziert. Wird ein solches Blatt älter, so schliesst sich diese Lücke im Aussenringe dadurch, dass das dort befindliche Parenchym seine Wände stark verdickt und zu Sklerenchym wird. Auf diese Weise wird dann, wenn das Blatt zu Grunde gegangen ist, das Parenchym des Stammes nach aussen zu abgesperrt.

Auch im Blattstiel der Baumfarne wird der mechanische Ring aus Bastfasern mit lebendem Protoplasten gebildet. Ganz ebenso sehen die Zellen in dem nach innen liegenden Teile der Stereomscheide eines Blattstielbündels aus, während die Zellen des äusseren Teiles dieser Scheide verdickte Parenchymzellen mit runden Tüpfeln sind. Diese beiden Zellformen stossen nicht unvermittelt aufeinander, sondern an den beiden Rändern dieser Bündel sind Übergänge zwischen beiden Formen vorhanden. Auch de Bary hat diese Verschiedenheit der Stereomelemente bei unseren einheimischen Farnen bemerkt; denn er schreibt (1, S. 442): „Die sklerotischen Elemente der Farne und Hydropteriden sind teils Amylum führende Faserzellen, teils specifische Sklerenchymelemente, die Arbeitsteilung zwischen beiden Formen ist aber nicht streng durchgeführt und eine scharfe Sonderung beider nicht möglich."

Im Stamme von Lygodium dichotomum scheinen die Stereomzellen des mechanischen Ringes ebenfalls einen lebenden Protoplasten zu besitzen; sie sind hier viel stärker verdickt als bei den Baumfarnen und ausserdem verholzt, was bei diesen nicht der Fall ist.

Im Rhizom von Drymoglossum heterophyllum sind die Bastfasern sehr stark verdickt. Ihr kleines Lumen erinnert lebhaft an das Libriform vieler dicotyler Bäume.

c. Die in die Membranen der Stereomzellen eingelagerten Stoffe.

Bei den Baumfarnen sind die Membranen sämtlicher Stereomzellen von einem braunen Farbstoff erfüllt, der auch bei einheimischen Farnen vorkommt. Diese Bräunung ist um so auffallender, als die gefärbten Zellen, wie erwähnt, einen lebenden Protoplasten besitzen und zur Stärkespeicherung dienen. Jedoch die Schliesshäute der Tüpfel sind ungefärbt, was wohl andeutet, dass dieser Farbstoff dem Stoffverkehr hinderlich sein würde.

Was eigentlich der braune Farbstoff chemisch ist, das weiss man noch nicht bestimmt. Möglich ist es, dass er, wie Walter[29] will, aus Phlobaphenen besteht, die man bekanntlich auch künstlich aus Gerbsäuren herstellen kann. Diese Annahme erhält eine gewisse Wahrscheinlichkeit dadurch, dass in den Membranen der betreffenden Zellen auch noch Gerbsäure vorhanden ist, die man leicht durch Ferrisalze oder Kaliumbichromat nachweisen kann. Im jungen Stereom des Stammgipfels von Cyathea usambarensis fehlt die braune Färbung; dafür konnte ich aber hier um so reichlicher Gerbsäure nachweisen. Der braune Farbstoff unterscheidet sich jedoch dadurch von den künstlichen Phlobaphenen, dass er in Ammonik nicht löslich ist. Eine auch bei unseren Farnen bekannte Eigenschaft des braunen Farbstoffes ist seine Unlöslichkeit in Säuren und Basen. Von den meisten anorganischen Säuren wird er gebleicht und von Kalilauge dunkelbraun gefärbt aber nicht aus den Membranen herausgelöst. Um ihn aufzulösen, kocht man die Stereomzellen kurze Zeit in Königswasser (Salzsäure + Salpetersäure), wodurch er gebleicht wird. Dann tut man die Schnitte in verdünnte Kalilauge, die jetzt den Stoff mit schöner dunkelbrauner Farbe auflöst.

Wie ich gefunden habe, kann man auch den braunen Farbstoff der Borke unserer Bäume auf dieselbe Weise vollständig entfernen. Ferner kann man sehr leicht nachweisen, dass der junge Kork reichlich Gerbstoffe enthält. Daher ist die Wahrscheinlichkeit sehr gross, dass die braunen Farbstoffe der Borke unserer Bäume und des Stereoms der Baumfarne identisch sind.

Es dürfte noch darauf hinzuweisen sein, dass die braune Füllungsmasse, die in manchen Endodermiszellen vorkommt, genau dieselben Reaktionen gibt, auch die auf Gerbstoffe.

Schliesslich sei noch die Frage der Verholzung des Stereoms erwähnt. Bei vielen Autoren findet man nämlich die Bemerkung, der Stamm der Baumfarne sei gänzlich verholzt. Das ist in dem Sinne richtig, dass Holzfaserzellen, die ich Stereomzellen genannt habe, sehr reichlich entwickelt sind. Aber von einer Verholzung des Stereoms in dem Sinne, dass es sich mit Phloroglucin und Salzsäure rot färbt, kann keine Rede sein. Die Stereomzellen sind vollständig unverholzt.

Im Stamm und in den Blattstielen von Lygodium dichotomum sind die mechanischen Zellen verholzt aber nicht gebräunt, und im Rhizom und den Wurzeln desselben Farns sind gerade umgekehrt die Stereomzellen gebräunt aber nicht verholzt. Namentlich in den Wurzeln ist das Stereom pechschwarz gefärbt (Fig. 8), trotzdem die Zellen einen lebenden Protoplasten enthalten. Dass eine gebräunte Zelle zugleich verholzt ist, habe ich auch sonst nirgends nachweisen können. Es scheint daher, dass die Verholzung und Bräunung der Zellmembranen sich gegenseitig ausschliessen.

VI. Das Sekretionssystem.

Exkretbehälter.

Die hierher gehörigen Organe kann man nach Haberlandt in 2 Gruppen teilen, in die Sekretionsorgane und in die Exkretbehälter. Bei den ersteren scheiden die Sekretzellen die Endprodukte des Stoffwechels nach aussen ab, während die letzteren diese Produkte in ihrem Lumen speichern. Bei den untersuchten Farnen habe ich nur Exkretbehälter gefunden, und das auch nur bei den Baumfarnen.

Zunächst sind bei allen diesen Farnen Gerbstoffschläuche vorhanden, und zwar im Stamme und in den Blattstielen. Diese Schläuche sind mit einer hellbraunen Masse angefüllt, die sich mit Eisenchlorid schwarz färbt. Ihre Länge ist ungefähr 2,5 mm, während die Breite die der umgebenden Parenchymzellen nicht übersteigt, also etwa 66 μ beträgt.

Ausserdem kommen im Parenchym mancher Baumfarne noch andere Exkretzellen vor, die Russow[16] Gummizellen nennt. Man findet sie bei Cyathea Imrayana und besonders schön bei Alsophila crinita. Die Form dieser Zellen ist dreiaxig-ellipsoidisch. Im Stammquerschnitt ist die grosse Axe 70 μ und die kleine Axe 50 μ; ihre Länge beträgt 170 μ. Gewöhnlich findet man sie im Querschnitt zu zweien nebeneinander. Ihre Berührungswände sind dann abgeplattet. Auf Längsschnitten sieht man, dass sie ziemlich ausgedehnte Längsreihen bilden. Ihr Inhalt besteht aus 2 verschiedenen Stoffen; als Grundlage ist eine schleimartige halb durchsichtige Substanz vorhanden, die viele kleine gelb gefärbte Tröpfchen enthält. Diese Tröpfchen schwärzen sich beim Erwärmen mit Osmiumsäure. Es ist daher wahrscheinlich, dass sie aus irgend einem fetten Öle bestehen. Exkretbehälter von ganz derselben Form aber geringerer Grösse kommen auch im Leptom des Stammes von Cyathea usambarensis (Fig. 9, i) und weniger häufig auch bei Alsophila crinita vor. Sie befinden sich immer zwischen den Siebröhren der äusseren Reihe, niemals der inneren. Diese Zellen enthalten jedoch keinen Schleim sondern nur an den Wänden sehr kleine äuserst zahlreiche Öltröpfchen. Die Verschiedenheit des Inhaltes dieser so ähnlich aussehenden Exkretzellen erklärt sich vielleicht dadurch, dass sie diese Stoffe aus verschiedenen Geweben beziehen, die zweifellos auch verschiedene Stoffwechselprodukte ausscheiden.

Merkwürdige Gebilde finden sich an den Aussenwänden der Stereomscheiden und -stränge des Stammes der Alsophileen, aber nicht bei Dicksonia Karsteniana. Sie sehen brombeerähnlich aus und sind in Zellen eingeschlossen, deren dem Stereom zugekehrte Wände stark verdickt und gebräunt sind, während die nach dem Parenchym gekehrten dünn bleiben. Diese sofort in die Augen fallenden Zellen bedecken das Stereom in seiner ganzen Ausdehnung, auch die Innenseite des mechanischen Aussenringes mit Ausnahme der erst später entstandenen Sklerenchympartieen. Nur einzelne unverdickte Zellen stellen die Verbindnng des Parenchyms mit dem Stereom her.

Zuerst glanbte ich es mit Kieselkörpern zu tun zu haben, wie sie bei vielen Palmen und Hymenophyllaceen die Baststränge begleiten. Aber nähere Untersuchungen zeigten, dass es Cystolithen

sind. Kieselkörper konnten es schon aus dem Grunde nicht sein, weil sie sich in conzentrierter Schwefelsäure mit den umgebenden Zellmembranen auflösten. Gegen Salzsäure sind sie wie die übrigen Membranen vollständig widerstandsfähig. Endlich gelang es mir auch, den sehr schwer auffindbaren Stiel nachzuweisen, so dass wohl kein Zweifel herrschen kann, dass wir hier innere Membranauswüchse vor uns haben.

Literaturverzeichnis.

---

a. Bisherige Literatur über die Anatomie der Baumfarne.

1. De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877. S. 302 ff.
2. Conwentz, Über Thyllen und Thyllen-ähnliche Bildungen vornehmlich im Holze der Bernsteinbäume. Ber. d. D. Bot. Ges. 1889. Bd. VII. S. 34.
3. Dippel, Das Mikroskop und seine Anwendung 1898. S. 286, 461, 476.
4. Hofmeister, Beitr. zur Kenntnis der Gefässkryptogamen. II. Abh. d. K. sächs. Ges. d. Wissensch. V. S. 602.
5. Janczewski, Tibes cribr. S. 216.
6. Karsten, Vegetationsorgane der Palmen. S. 194.
7. Ders., Abh. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin S. 195.
8. Lestiboudois, Comptes rendus 1854. Bd. XXXIX S. 882.
9. Mettenius, Über den Bau von Angiopteris. Abh. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. IX. S. 500.
10. Ders., Filices Horti Botan. Lipsiensis. Leipzig 1856. S. 105—111.
11. Ders., Abh. d. math. phys. Cl. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig 1864. Bd. VI. S. 525 ff.
12. H. v. Mohl, De structura caudicis filicum arborearum etc. in Martius' Icon. Plant. crypt. Brasil. Tab. 29—36.
13. Ders., Über den Bau des Stammes der Baumfarne. Vermischte Schriften 1845.
14. Potonié, Das mechanische Gewebesystem der Pflanzen. Kosmos VI. Jahrg. 1882. S. 181 ff.
15. Ders., Über die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefässkryptogamen. Eichler, Jahrb. d. K. bot. Gart. zu Berlin Bd. 2. S. 233 ff. 1883.
16. Russow, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. S. 104—105.
17. C. H. Schultz, Mém. présent. de l'Acad. des Sciences Bd. VII. 1841.
18. Stenzel, Über den Bau und das Wachstum der Farne. Nov. Acta Leopold. Bd. 28.
19. Trécul Aug., Remarques sur la position des trachées dans les Fougères. Ann. des Sciences nat. 1869. 5. Série. XII. S. 270 ff.

b. Ausserdem wurde an Literatur benutzt:

20. Czapek, Biochemie der Pflanzen 1905.
21. Christ, Farnkräuter der Erde 1897.
22. Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. I. 4.
23. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904.
24. Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel, Bibliotheca botanica. Heft 59. 1903.
25. Rumpf, Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. Bibliotheca botanica. Heft 62. 1904.
26. Schwendener, Das mechanische Prinzip im anat. Bau d. Monocotylen. 1874.
27. Ders., Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1882. Gesammelte botanische Mitteilungen. 2. Bd. 1898. S. 103 ff.
28. Van Tieghem, Sur la polystélie. Ann. des Sciences nat. Bot. 7. Série. T. III. 1886.
29. Walter, Über die braunwandigen sklerotischen Gewebeelemente der Farne. Bibliotheca botanica. Heft 18. 1890.

Die mikroskopischen Untersuchungen zu vorliegender Arbeit wurden im botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. Schwendener auch an dieser Stelle für seine freundliche Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Beiträge zur Anatomie der Silikatflechten

von

Albert Friederich.

Einleitung.

Die Untersuchungen der Krustenflechten aus der jüngsten Zeit haben, obwohl sie noch wenig zahlreich sind, doch schon unzweifelhaft dargetan, dass der anatomische Aufbau des Thallus in hohem Grade von dem Charakter der Unterlage abhängig ist. Mit wenig Ausnahmen bezogen sich diese Untersuchungen auf Kalkflechten, welche namentlich durch Bitter, Zukal, Fünfstück, Bachmann, Lang eingehende Bearbeitung fanden. Insbesondere war es Lang,[1] welcher nachwies, dass die Zusammensetzung der Unterlage nicht nur auf dem Chemismus, sondern ganz besonders auch auf die anatomische Differenzierung der Krustenflechten von erheblichem Einfluss ist: „Je ausgeprägter die endolithische Natur hervortritt, desto dürftiger ist die Gonidienregion entwickelt. Infolge dieses empfindlichen Reaktionsvermögens kann ein- und dieselbe Art auf verschiedenen Unterlagen sehr verschiedenen morphotischen Charakter erlangen, auf welche Erscheinung die Flechtensystematik viel mehr als seither Rücksicht zu nehmen haben wird."

Die Silikatflechten sind in dieser Beziehung noch sehr wenig erforscht; es liegen nur ganz vereinzelte Beobachtungen vor. Ich stellte mir daher die Aufgabe, zu untersuchen, ob auch die sogen. Kieselflechten in bezug auf ihren anatomischen Aufbau von ihrer Unterlage abhängig sind.

---

[1] E. Lang, Beiträge zur Anatomie der Krustenflechten in Fünfstücks Beiträgen zur wissenschaftlichen Botanik, Bd. V, pag. 185.

Während nun bei den auf Kalkgestein wachsenden Krustenflechten eine Untersuchung auch des in das Substrat selbst eingedrungenen Thallus infolge der Löslichkeit des Gesteines in verdünnter Säure keine weitere Schwierigkeit bietet, fällt diese Erleichterung der Untersuchung bei den auf stark silikathaltigem Substrate wachsenden Krustenflechten weg. Vielmehr bedarf es hier einer mühevollen und zeitraubenden Untersuchung mittels Lupe und Präpariernadel, um den ins Substrat selbst eingedrungenen Thallusteil zu verfolgen. Bei den stärker kalkhaltigen Silikatgesteinen gelingt mit verdünnter Salzsäure durch Herauslösen des Kalkes wenigstens eine Lockerung des Gefüges. Dies ist jedoch bei reinem Silikatgestein ausgeschlossen. Hier fand ich es nach vielen Versuchen am vorteilhaftesten, wenn man nicht mit der Nadel von oben her in das Gestein einzudringen versucht, sondern sich durch Spalten des Substrats Spaltstücke herstellt von der ungefähren Form eines Prismas. Wenn man dann von dem dünnen Rande her allmählich gegen die dickere Mitte zu mit der Beobachtung fortschreitet, kann man genau erkennen, wieweit noch Thallusteile in das Substrat eindringen.

Es leistete mir bei diesen Untersuchungen der Zeisssche Simplex neuester Konstruktion vorzügliche Dienste. Es lässt sich bekanntlich mit demselben eine 12—100fache Vergrösserung erzielen, wobei auch bei 100facher Vergrösserung das Tageslicht völlig zur Beleuchtung ausreicht und der Abstand zwischen Uutersuchungsobjekt und Objektiv noch gross genug ist, um ein Hantieren mit Präpariernadeln zu gestatten. Eine weitere Annehmlichkeit des fraglichen Instrumentes besteht darin, dass das Objekt in natürlicher Lage und nicht wie beim Mikroskop umgekehrt gesehen wird.

Die im nachstehenden mitgeteilten Untersuchungen sind im botanischen Institut der Kgl. Technischen Hochschule zu Stuttgart ausgeführt worden.

Das Material zu denselben wurde mir von Herrn Professor Dr. M. Fünfstück in liebenswürdigster Weise überlassen, wofür ich demselben auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank ausspreche.

Ich wende mich nunmehr der Mitteilung der Einzelergebnisse meiner Untersuchungen zu.

Spezieller Teil.

Staurothele rugulosa (Th. Fr.) Mass.

Schon bei makroskopischer Untersuchung findet man einen bedeutenden Unterschied z. B. zwischen der von Lang eingehend untersuchten Sarcogyne simplex (Dav.) als Vertreterin einer typischen Kalkflechte und unserer Staurothele rugulosa (Th. Fr.) Mass. als Vertreterin der Silikatflechten.

Während Sarcogyne nur mit den Früchten an die Oberfläche tritt, ist bei Staurothele ein starker Thallus dem Substrat aufgelagert.

Der Thallus von Staurothele rugulosa (Th. Fr.) Mass. hat in trockenem Zustand eine graue Farbe, angefeuchtet wird er rasch graugrün. Es mag jedoch gleich hier bemerkt werden, dass das Gebilde, das man bisher allgemein als Thallus bezeichnet hat, hier bei Staurothele, wie auch bei vielen anderen Krustenflechten, kein einheitliches Gebilde darstellt, wie bei den Laubflechten, sondern aus vielen einzelnen Schollen besteht, daran jede für sich ein selbständiger Thallus ist. Die Form eines solchen einzelnen Thallus ist meist ein unregelmässiges Polygon, wenigstens in der Mitte der Flechtenansiedlung. Am Rande der letzteren, wo sich die Thalli unbeengt entwickeln können, sind sie sämtlich rund. Sie behalten diese Form jedoch nur so lange, als sie nicht durch Aneinanderstossen oder durch Ungleichheit des Substrats in ihrem Wachstum beeinträchtigt werden. Anfänglich sind die Hyphen in den Einzelthalli auffallend regelmässig konzentrisch angeordnet, und erst nach und nach werden sie durch den seitlichen Druck aus dieser regelmässigen Lage verdrängt.

Wenn ein solcher Einzelthallus mit einem andern in Berührung kommt, so hört merkwürdigerweise sein Wachstum sofort auf und es bildet sich ein sogenannter Begrenzungssaum. Die Hyphen der einzelnen Schollen wachsen also nicht durcheinander, sondern letztere bleiben scharf voneinander gesondert. Und eben diese Begrenzungssäume, die an jeder Scholle gefunden werden, beweisen, dass letztere keine Fragmente eines Thallus sind, die etwa durch Austrocknen und Zerreissen des Thallus entstanden sind, also auf mechanischem Wege, sondern

dass eben jede Scholle einen selbständigen Thallus darstellt. Ein solcher Saum geht durch den ganzen epilithischen Thallus hindurch bis auf das Substrat.

Schon Bitter[1] hat diese eigentümliche Erscheinung bei andern Flechten beobachtet; ich kann in dieser Beziehung seine Angaben in vollem Umfang bestätigen.

Die Farbe des Begrenzungssaumes ist bei Staurothele rugulosa (Th. Fr.) Mass. dunkelbraun. Die Hyphen sind ziemlich kurzgliedrig. Bei einem Durchmesser des Thallus von 300 μ betrug die Dicke des Saumes 15—20 μ.

Die Grösse der Schollen schwankt sehr; die kleinsten waren nur bei 60facher Vergrösserung zu erkennen. Solche ganz jungen Thallusanlagen besassen eine kreisrunde Form, nach oben halbkugelig gewölbt. Nach reichlicher Wasserzufuhr hatten sie eine hellgrüne Farbe und weissen Rand. Bei einem senkrecht geführten Schnitt sieht man, dass die Gonidien linear angeordnet sind und diese Gonidienschnüre alle von einem Punkt strahlenförmig ausgehen, so dass es den Anschein hat, als ob das Wachstum des ganzen Thallus von eben diesem Punkt aus seinen Ursprung genommen habe. Es fragt sich nun, ob letzteres in der Tat der Fall ist.

Soredienbildung, welche die Erscheinung am einfachsten erklären würde, kommt nicht in Betracht, denn sie ist bei Staurothele rugulosa (Th. Fr.) Mass. nicht vorhanden.

Es lag nun zunächst die Vermutung nahe, die zahlreichen, winzigen Thalli könnten vielleicht die Keimungsprodukte von Sporen darstellen. Form und Anordnung der fraglichen Thalli schien dafür zu sprechen. Meines Wissens sind bis jetzt allerdings in der freien Natur ausgekeimte Flechtensporen noch niemals beobachtet worden. Ich suchte nach auskeimenden Sporen, indem ich eben diese kleinsten Thalli mit der Nadel vorsichtig abhob und unter dem Mikroskop nach leichtem Quetschen nach etwa vorhandenen Sporen abmusterte. Trotz sehr vielen Suchens gelang es mir nur ein einziges Mal ein Gebilde zu finden, das vollständig das Aussehen einer Staurothele-

---

[1] Gg. Bitter, Über das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. XXXIII. Heft 1. pag. 55 ff. und 63.

spore hatte: ellipsoidische Form, farblos und mauerförmig geteilt. Auch die Grössenverhältnisse stimmten. Wenn es mir auch nicht gelang, das Austreten der Keimschläuche sicher zu erkennen, denn dazu war die Anlage in der Entwicklung schon zu weit vorgeschritten, so ist immerhin die Wahrscheinlichkeit sehr gross, dass jenes Gebilde aus einer auskeimenden Spore entstanden war.

Es ist jedoch nicht anzunehmen, dass jeder Einzelthallus nur aus auskeimenden Sporen entsteht, da man sonst viel häufiger Sporen oder deren Reste finden müsste. Ferner fand ich oft genug junge Thalli von nur 40 μ Durchmesser, während die Sporen 22—30 μ lang und 12—14 μ breit sind, mithin der Beobachtung in solchen Fällen nicht hätten entgehen können. An der Entwicklung solcher Thallusanlagen sind auskeimende Sporen sicher unbeteiligt.

Bei der Abmusterung des Substrates mit dem Simplex ausserhalb der Peripherie der Gesamtkruste machte ich eine Beobachtung, welche mir geeignet erscheint, eine Erklärung für den eigentümlichen Entwicklungsgang unserer Flechte zu bieten. Man findet nämlich noch in ziemlich weiter Entfernung im ganzen Umkreis um die Flechtenkruste einzelne Hyphenfäden, welche von den Thallusbildungen ausgehen. Es ist nun anzunehmen, dass, wenn geeignete Gonidien mit diesen Hyphen in Berührung kommen, sich diese zu einem neuen Thallus entwickeln. Dadurch wird dann auch die Kleinheit der jungen Thalli erklärlich — kaum 50 μ Durchmesser — was nicht der Fall wäre, wenn man annehmen wollte, dass sie aus Trümmern eines älteren Thallus hervorgegangen wären. Gegen letztere Annahme spricht auch die überaus regelmässige Form der in Rede stehenden Anlagen. Die Wahrscheinlichkeit, auf Gonidien zu treffen, ist aber für die das Substrat überwuchernden Hyphen sehr gross, denn Staurothele rugulosa (Th. Fr.) Mass. produziert reichlich Hymenialgonidien, die gegenteilige Angabe von Sydow[1], welcher dementsprechend die Flechte in die Gattung Polyblastia (Th. Fr.) Mass. stellt, ist unrichtig. Die aus den Früchten ejakulierten Hymenialgonidien dürften ohne Zweifel durch Niederschläge auf relativ beträchtliche Entfernungen von ihrem Entstehungsort fortgeschwemmt werden.

---

[1] P. Sydow, Die Flechten Deutschlands, pag. 275. Berlin 1887.

Sehr wesentlich war ferner der Unterschied zwischen Kalk- und Silikatflechten in bezug auf das Verhältnis zwischen Dicke der Gonidien- und Hyphenschicht.

Lang fand für Sarcogyne simplex (Dav.) auf Kalk, dass sich im Gestein eine 600—700 μ starke Gonidienschicht findet, und die Hyphen bis 15 mm ins Substrat eindringen. Die genannte Flechte gehört also zu den typisch endolithischen Formen. Bei unserer Staurothele stellen sich die in Rede stehenden anatomischen Verhältnisse ganz anders dar. Auf grobkörnigem Substrat ist der anatomische Aufbau folgender: Die epilithische Gonidienschicht hat, in der Mitte gemessen, eine Dicke von ca. 600 μ, der Berindungssaum ist dabei 12—18 μ dick. Die Hyphen dringen hier bis 6 mm in das Gestein ein und sind zu Strängen vereinigt; die einzelnen Hyphen sind ca. 5 μ dick und die Zellen haben nur eine Länge von 20 μ, das Mycel ist also als recht kurzgliedrig zu bezeichnen.

Auf feinkörnigem Substrate beträgt die Dicke des gesamten Thallus nur 350 μ. Die Hyphen dringen nur 1—1,5 mm tief ein, sind nicht zu solch grossen Bündeln vereinigt, sondern es entwickeln sich nur ganz feine Stränge.

In einem andern Fall, ebenfalls bei Staurothele, auf grobkörnigem Substrat, besass die Gonidienschicht eine Mächtigkeit von 500 μ, während sich die Hyphen 3 mm tief in das Substrat verfolgen liessen. Es ergibt sich somit als Verhältnis zwischen Gonidien- und Hyphenschicht im ersten Falle 1 : 10, im zweiten 1 : 4 und im dritten 1 : 6. Es besteht also eine grosse Differenz zugunsten der Gonidienschicht gegenüber Sarcogyne mit 1 : 20 — 30. Es wird dadurch zunächst die Feststellung Langs bestätigt, dass die relative Mächtigkeit der Gonidienzone um so geringer ist, je tiefer der Thallus sich in das Substrat einsenkt.

Während ferner bei den tiefer in die Unterlage eindringenden Kalkflechten allgemein die sogen. Sphäroidzellen gefunden werden — das sind Zellen, die durch Anfüllung mit Fett zu kugeligen Gebilden umgewandelt sind —, fehlen diese bei Staurothele vollständig, auch dann, wenn die Hyphen bis zu einer Tiefe in das Substrat hinabwachsen (ca. 6 mm, cf. oben), in welcher erfahrungsgemäss bei Kalkflechten reichlich Sphäroidzellen oder Ölhyphen angetroffen werden. Nach den ein-

gehenden Untersuchungen Fünfstücks[1] ist dies in keiner Weise überraschend, sondern spricht vielmehr für die Richtigkeit seiner Auffassung, dass nämlich durch Zersetzung des Calciumkarbonates das Fett in den Hyphen entstehe.

Die Hyphen dringen bei Staurothele zwischen den einzelnen Quarzkörnern in das Substrat ein, was sich namentlich leicht verfolgen lässt, wenn dasselbe aus grobkörnigem Sandstein besteht. Dabei werden die Quarzkörner eng von den Hyphen umsponnen, indem sie sich nach allen Seiten darauf verzweigen.

Es erschien mir von vornherein wahrscheinlich, dass der Quarz ein unentbehrliches Lebenselement für unsere Flechte darstellt und von den Hyphen angegriffen wird, denn die Flechte kommt auf quarzfreiem Gestein nicht vor. In der Tat habe ich des öfteren Quarzstückchen gefunden, an denen die Hyphenstränge so fest hafteten, dass sie ohne Verletzung nicht losgelöst werden konnten. Nach der Entfernung der Hyphen zeigten sich dann an solchen Quarzkörnern dem Verlauf der Stränge entsprechende Korrosionen, eine Erscheinung, welche auch Lang bei einigen andern Flechten beobachtet hat.

Birger Nilsen[2] bezweifelt zwar das Vorhandensein von Beziehungen zwischen der chemischen Beschaffenheit des Substrates und der Flechte, führt jedoch keinerlei Gründe dafür an und dürfte im Hinblick auf die in dieser Beziehung völlig übereinstimmenden Untersuchungsergebnisse Bachmanns, Fünfstücks, Zopfs, Bitters und Langs und den oben mitgeteilten Beobachtungen für seine Anschauung wenig Anhänger gewinnen.

Imbricaria Mougeotii Schaer.

Pfal bei Viechbach, Niederbayern.

Arn. Lich. exsicc. No. 1578.

Das Substrat des Untersuchungsmaterials bestand aus von Calciumkarbonat vollständig freiem Quarz. Das Lager der Flechte stellt im Gegensatz zu Staurothele rugulosa (Th. Fr.) Mass. ein zusammenhängendes Ganzes dar, ist am Rande blattartig gegliedert

[1] M. Fünfstück, Die Fettabscheidungen der Kalkflechten, in „Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik" Bd. I, pag. 157 ff. Stuttgart 1897.

[2] Birger Nilsen, Zur Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Systematik der Flechten, pag. 7.

mit unregelmässiger dichotomer Verästelung. Der Thallus ist dem Substrate fest angepresst, derbhäutig, von kreisförmigem Umfang und besitzt durchschnittlich eine Breite von 1 cm. Die Oberfläche ist ganz glatt und glänzend. Das Lager ist gelbgrün, nur in der Mitte dunkelgrün gefärbt und hauptsächlich nach der Mitte zu mit flachen, weissgelben Soredien besetzt. Durch letztere lässt sich bekanntlich diese Spezies leicht von sonst habituell sehr ähnlichen Arten unterscheiden.

An einem Querschnitt durch einen dem Substrat eng angeschmiegten Thalluslappen zeigt sich, dass auf der Unterseite bis 110 μ lange Rhizinen vorhanden sind, bis zur Dicke von 30 μ aus einzelnen braunen Hyphenbündeln zusammengesetzt und mit breitem Fusse dem Substrat aufsitzend. Die Flechte dringt nicht im geringsten in ihre Unterlage ein. Nach der Aufhellung der Schnitte mit Glyzerin und Chloralhydrat lassen sich auch die einzelnen kurzgliedrigen, verhältnismässig dicken Hyphen erkennen, aus welchen jene Bündel bestehen. Die obere Rinde, aus dünnen farblosen Hyphen bestehend, ist 15 μ dick; darauf folgt die Gonidienzone, die durchschnittlich 35 μ Mächtigkeit besitzt, in einem extremen Fall sogar nicht weniger als 140 μ. Die einzelnen Nester bilden mehrere übereinander liegende Reihen.

Die darauffolgende Markschicht hat nur 70 μ Durchmesser, ist farblos und besteht aus wirr durcheinander geschlungenen langgliedrigen Hyphen. Darauf folgt die untere Rindenschicht in der Dicke von nur 20 μ, die den Rhizinen als Ausgang dient; sie besteht aus kurzen, braunen Hyphen.

In bezug auf den anatomischen Aufbau der in Rede stehenden Flechte ist noch bemerkenswert, dass manche Lappen an ihrem Ende statt der gelbgrünen Farbe eine gelbbraune Färbung zeigten. Wie Querschnitte durch derartig verfärbte Lappen erkennen liessen, handelt es sich hier um verkümmerte oder im Absterben begriffene Thallusteile. Die Gonidienschicht ist nämlich auf 15 μ Dicke, also auf weniger als die Hälfte, reduziert, die einzelnen Nester liegen nur in einer Reihe nebeneinander. Die obere Rinde ist sogar nur 5 μ dick, während das Mark und die untere schwarzbraune Rindenschicht je 25 μ stark sind.

Die braune Färbung solcher Thalluslappen rührt von dem Durchscheinen jener unteren stark gefärbten Zone her, die oberen

gar nicht oder nur schwach gefärbten, abnorm dünnen Schichten vermögen sie nicht zu verdecken.

Auch an alten, vollständig ausgewachsenen Exemplaren war nirgends eine bemerkenswerte Fettabscheidung zu beobachten.

Aus dem in vorstehendem mitgeteilten Befunde ergibt sich zur Evidenz, dass die Gonidienschicht nicht nur eine beträchtliche relative Mächtigkeit besitzt, sondern dass auch ihr absolutes Mass trotz der Dürftigkeit der Kruste dasjenige der Gonidienschicht vieler Kalkflechten mit stattlichem Lager übertrifft. Ohne schon hier diese Beobachtungstatsachen zu diskutieren, sei doch bereits im voraus bemerkt, dass ich in allen im folgenden mitgeteilten Fällen bei Silikatflechten den gleichen Aufbau vorfand: Je ausgeprägter der Charakter als Silikatflechte war, desto üppigere Ausbildung besass die Gonidienschicht.

Pannaria microphylla (Sw.) Mass.

Arn. Lich. exsicc. No. 1031.

Die untersuchten Exemplare stammten vom Allgäu, vom Fuss des Grünten. Sie waren auf feinkörnigem, schwarzem Sandstein gewachsen, der keinen kohlensauren Kalk enthielt.

Das Lager ist aschgrau bis graubraun-schwärzlich und bildet eine körnig-kleinschuppige Kruste. Schon makroskopisch lassen sich tiefe Spalten zwischen den einzelnen knorpeligen schuppigen Feldern wahrnehmen.

An Querschnitten durch den Thallus tritt die dachziegelige Anordnung besonders deutlich hervor. Man kann mehrere scharf und deutlich durch Begrenzungssäume voneinander getrennte Schichten unterscheiden. Jede dieser einzelnen Schichten muss als ein Individuum für sich angesehen werden, welches Gonidien und Hyphen enthält und von der darunter oder darüber liegenden Schicht durch einen schon obengenannten Begrenzungssaum getrennt ist. Letzterer besteht aus ganz kurzgliedrigen (3,5 μ Gliederlänge), verhältnismässig dicken braunen Hyphen, die in Reihen von 4—5 angeordnet sind. Wie wir schon gesehen haben, findet über einen solchen Begrenzungssaum hinweg kein Wachstum der Einzelthalli statt.

Die einzelnen Schichten haben durchschnittlich 100 μ Durchmesser. Die Gonidienschicht überwiegt bei einer Dicke von 80—90 μ

sehr stark, so dass in der Mitte nur eine ganz geringe Hyphenschicht wahrzunehmen ist. Die Gonidien sind reihenweise angeordnet und blaugrün gefärbt. An manchen Stellen sind vier bis fünf solcher Schichten übereinander angeordnet. Es ergibt sich somit, dass bei Pannaria microphylla (Sw.) Mass. die Gonidienentwicklung noch viel mehr überwiegt, als bei Imbricaria Mougeotii Schaer., macht sie doch 80—90 % des gesamten Thallus aus.

Gyalolechia luteoalba Turn. f. calcicola Nyl.

(Biatorina pyracea Ach. var. irrubata Leigth.)

Arn. Lich. exsicc. No. 281.

Das Untersuchungsmaterial stammte aus Pottenstein (Oberfranken), wo es auf dem Mörtel alter Scheuern gefunden wurde. Das Substrat erwies sich ziemlich calciumkarbonathaltend, wir haben es also hier mit einer sogenannten Kalkflechte zu tun. Die Untersuchung gerade dieser Art versprach Erfolg in bezug auf die Klarlegung der Beziehungen zwischen der Zusammensetzung des Substrates und dem anatomischen Aufbau des Flechtenkörpers, weil mir für eine vergleichende Untersuchung auch auf karbonatfreiem Substrat gewachsene Exemplare zur Verfügung standen. Bekanntlich sind trotz des grossen Formenreichtums der Flechten die Fälle nicht häufig, wo ausgesprochene Kalkflechten sich auf karbonatfreien Unterlagen anzusiedeln vermögen.

Makroskopisch ist bei der oben genannten Form kaum ein Thallus zu bemerken; erst bei der Untersuchung mit dem Simplex bei 40 facher Vergrösserung lässt sich ein unansehnlicher graugrüner Thallus wahrnehmen. Die ziemlich reichlich vorhandenen Früchte treten als schwarze Punkte hervor.

Zur näheren Untersuchung behandelte ich das Substrat mit verdünnter Salzsäure, um den Thallus zu isolieren. Es erwies sich nun auch hier, dass der Thallus, genau so wie es Lang für Sarcogyne angibt, fast ganz in das Substrat eingesenkt ist. Der Thallus besass ca. 4 mm Mächtigkeit; der grösste Teil davon entfällt auf den hyphoidalen Teil, während die Gonidienzone kaum 500 μ erreicht. Die Gonidien selbst sind in Nestern gruppiert, die Grösse der einzelnen Algen betrug 15—17 μ.

Gyalolechia luteoalba Turn. f. ulmicola D. C.

Arn. Lich. exsicc. No. 1105.

Die untersuchten Exemplare waren auf der Borke einer alten Pappel bei Eichstätt gewachsen.

Hier fällt sofort auf, dass im Gegensatz zu der Form calcicola der epiphloeodische Thallus bedeutend stärker entwickelt ist. Der hypophloeodische Teil ist dagegen stark reduziert. Hyphen konnte ich zwar auch noch in einer Tiefe von 3 mm nachweisen, doch nur ganz vereinzelt, nicht als dichtes Plektenchym. Es spricht dieser Befund deutlich für die Abhängigkeit der Entwicklung der Flechten vom chemischen Charakter ihres Substrates, die Birger Nilsen bezweifelt. Er sagt hierüber wörtlich[1]:

„Dass auf mineralischem Substrat die chemische Einwirkung der Hyphen keineswegs beträchtlich ist, sondern dass dieselben sich vielmehr hauptsächlich mechanisch zwischen die vorher von den Atmosphärilien aufgelockerten Mineralpartikelchen ihren Weg bahnen, scheint von der Abhängigkeit vieler Flechten von gewissen Substraten hervorzugehen. Denn hier kommt es zweifelsohne nicht auf die chemische Beschaffenheit des Substrates, wohl aber auf die Porosität desselben an. Dafür sprechen mehrere Tatsachen, auf die ich doch jetzt nicht eingehen will."

Man müsste demnach erwarten, dass auf dem noch ziemlich harten Mörtel die Flechte sich hauptsächlich epilithisch, auf der weichen, rissigen, porösen und leichter durchdringbaren Rinde dagegen hauptsächlich im Substrat, also endophloeodisch, entwickeln würde, während in Wirklickeit gerade das Umgekehrte der Fall ist.

Auch bei Gyalolechia aurella, die ich noch weiter unten ausführlicher behandeln werde, fand ich die Ansicht Nilsens nicht bestätigt. Das Substrat bestand aus Ziegelsteinen, die doch bekanntlich sehr porös sind, trotzdem fand nie ein Eindringen des Thallus oder auch nur einzelner rhizoidaler Hyphen in das Substrat statt. Es müssen also andere Gründe sein, welche das eine Mal die Hyphen veranlassen, tief in das Substrat hinabzuwachsen, das andere Mal sich fast nur auf der Oberfläche zu entwickeln.

---

[1] Birger Nilsen, Zur Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Systematik der Flechten, pag. 7.

Aus dem bisher Ermittelten ergibt sich nun deutlich, dass ein epilithischer Thallus in den Fällen entsteht, in welchen das Substrat keinen kohlensauren Kalk enthält. Je reicher an Calciumkarbonat dagegen das Substrat ist, desto tiefer dringt auch die Flechte in das letztere ein, und zwar ist es gleichgültig, ob das Gestein porös ist oder nicht. Lang beobachtete bei Sarcogyne simplex in 10 bis 15 mm Tiefe noch reichlich Hyphen in solidem, kalkhaltigem Gestein, was ich in allen von mir untersuchten Fällen bestätigt fand. Ferner ist die Gonidienschicht um so üppiger entwickelt, je ausgeprägter der epilithische bezw. epiphloeodische Charakter der Flechte ist. In vielen Fällen übertrifft die Mächtigkeit der Gonidienzone ganz erheblich den gesamten übrigen Thallus, ein Verhältnis, welches bei typisch endolithischen Kalkflechten bis jetzt noch niemals auch nur annähernd in dieser Weise beobachtet wurde.

Ausser Fünfstück und Lang hat neuerdings auch Zopf auf den Einfluss des Substrates auf den Chemismus der Flechten hingewiesen. Er fand beispielsweise[1], dass bei Evernia furfuracea (L.) Zopf die baumbewachsende Form 4% Physodsäure, 2,2% Atranorsäure und wenig Furfuracinsäure enthält, die steinbewohnende dagegen 6% Physodsäure, 2,75% Atranorsäure und ebenfalls nur wenig Furfuracinsäure. Es ist also ein Unterschied beim Gehalt an Physodsäure von 2% vorhanden, der nur in der chemischen Verschiedenheit des Substrates seine Ursache haben kann. Letzteres sucht Zopf dadurch zu beweisen, dass er verschiedene Exemplare von Evernia olivetorina (Zopf) auf demselben Substrat (Picea excelsa), aber in ganz verschiedenen Höhenlagen gewachsen, untersuchte.

Es kamen dabei Exemplare von Erlangen, dann von Tirol aus der Höhe von 1200 m, 1350 m und 2000 m zur Untersuchung: Bei sämtlichen fand er im Gehalt an Flechtensäuren völlige Übereinstimmung[2].

Die gleichen Erscheinungen beobachtete der genannte Autor[3] bei Evernia prunastri; bei der Untersuchung von Exemplaren auf

---

[1] W. Zopf, Untersuchungen der Flechten in Beziehung auf ihre Stoffwechselprodukte, in „Beihefte zum botanischen Zentralblatt", Band XIV, Heft 1, 1903, pag. 104.

[2] Ders., l. c. pag. 104.

[3] Ders., l. c. pag. 117.

Larix in der Nähe von Erlangen fand er 3,8% Flechtensäuren; bei solchen auf Picea excelsa in Südtirol 2,7%, bei Material von Populus nigra bei Münster 4,4%; dagegen fand er einen Gehalt von 8,4% bei einer auf einem alten Scheunentor gewachsenen Evernia prunastri. Der Einfluss des Substrates tritt hier ebenfalls deutlich hervor: bei den Flechten von den 3 ersten Fundorten schwankt der Gehalt um 0,6—1,1%, bei dem Material von dem zuletzt genannten Standort schnellt der Gehalt an Flechtensäuren plötzlich auf das Doppelte hinauf. Im ersteren Falle handelt es sich um lebendige Substrate, im letzteren dagegen um totes, schon längst abgestorbenes.

Gyalolechia aurea (Schaer.) Mass.

Arn. Lich. exsicc. No. 790.

Das Untersuchungsmaterial stammte aus Tirol, wo es bei 2200 m Meereshöhe am Monte Castellazo bei Paneggio längs der Ritzen der Kalkriffe gesammelt worden war.

Die Kruste dieser Art ist grünlichgelb bis goldgelb. Bei Betrachtung mit blossem Auge scheint der Thallus einheitlich zu sein, doch lassen sich nach dem Aufweichen in Wasser deutlich die einzelnen Thallusschollen, die hier schuppenartige Anordnung zeigen, wahrnehmen. Auf der Unterseite sind grosse, dicke, 5 mm lange Rhizinen ausgebildet, welche ziemlich reichlich verzweigt und darum ineinander verflochten sind. Die Flechte entwickelt sich typisch epilithisch.

Auf dem Querschnitt durch den Thallus liess sich eine bis 70 μ dicke Gonidienschicht und eine bis 400 μ dicke Markschicht erkennen; die Rindenschicht war dagegen relativ sehr dünn, denn sie besass nur eine Mächtigkeit von 7 μ. Die gelbgrünen Gonidien von 5 μ Grösse lagen in Nestern beisammen; die einzelnen Thallusschollen sind durch Trennungssäume von ebenfalls gelbgrüner Farbe geschieden.

Aus dem in vorstehendem mitgeteilten Befunde ergibt sich, dass auch Gyalolechia aurea (Schaer.) Mass., ein Vertreter der ausgesprochen epilithischen Kalklichenen, in bezug auf die Entwicklung der Gonidienschicht mit unsern bisherigen Untersuchungsergebnissen in Einklang steht: Die Gonidienzone besitzt relativ eine sehr bedeutende Mächtigkeit, welche bei weitem diejenige der endolithischen Formen übertrifft.

Gyalolechia aurella Körb.

Arn. Lich. exsicc. No. 451.

Die untersuchten Exemplare wurden auf Ziegeln der Kirchhofmauer in Gronsdorf bei München gefunden. Das Substrat war kalkfrei; die vorliegenden Pflanzen sind somit als Vertreter reiner Silikatflechten anzusprechen. Die Spezies selbst ist übrigens nicht so wählerisch in bezug auf das Substrat, wie es sonst die Krustenflechten sind, denn sie kommt bekanntlich auch auf Tonschiefer, auf Moospolstern, ja zuweilen auch auf Baumrinden vor.

Der Thallus ist grünlichgelb, sehr zart und an manchen Stellen bis auf 150 μ reduziert, nur in der Umgebung der Früchte steigt seine Dicke bis 600 μ. Oft ist makroskopisch ein Thallus überhaupt nur in allernächster Nähe der Früchte wahrzunehmen.

Ein Eindringen der Hyphen in das Substrat war nirgends nachzuweisen, trotz der Porosität des Substrates. Die Gonidienschicht betrug bei den Schichten von mittlerer Stärke 170 μ. Ich beobachtete dabei eine eigentümliche Differenzierung in zwei ungleich dichte Lagen. Die obere Schicht von ca. 70 μ Durchmesser enthielt die Gonidien in bedeutend dichterer Anordnung als in der unteren ca. 100 μ dicken Lage, die nur aus einzelnen und zerstreuten Gonidien bestand. Die Gonidien selbst sind 11 μ dick und von gelblichgrüner Farbe. Diesen Gonidienschichten gegenüber besitzen die gesamten Hyphenschichten nur eine Dicke von 70 μ.

Begrenzungssäume sind zwar auch hier vorhanden, allein sie sind nur wenig ausgebildet, von dunklerer Farbe als der übrige Thallus.

Sowohl auf der Oberfläche des Thallus, als auch im Innern fanden sich graubraune Pilzhyphen eines parasitischen Pilzes von ca. 4 μ Dicke häufig vor. Viele davon waren schon im Stadium der Gemmenbildung angelangt, wie sie z. B. Zopf[1] beschreibt. Doch konnte ich den Pilz, da keine Früchte aufzufinden waren, nicht näher bestimmen.

Bei der vorliegenden typisch epilithischen Silikatflechte verschieben sich somit die anatomischen Verhältnisse noch mehr zu-

---

[1] Zopf, Untersuchungen über die durch parasitische Pilze hervorgerufenen Krankheiten der Flechten, erste Abhandlung, pag. 12. Halle 1897.

gunsten der Gonidienschicht, als bei der vorigen Art, bei welcher es sich zwar auch um eine epilithische Form, jedoch um eine Kalkflechte handelte. Der gesamte pilzliche Anteil am Lager der untersuchten Individuen von Gyalolechia aurella Körb. macht nur einen Bruchteil der Gonidienschicht aus.

Placodium Garovaglii (Körbr.)

Arn. Lich. exsicc. No. 1570.

Das Untersuchungsmaterial stammte aus Tirol und war auf kalkhaltigen Schieferblöcken östlich von Vogelsang bei Schlanders gewachsen.

Der Thalluskomplex hatte eine grünlichgraue Farbe und war in seinen Lappen wellig gebogen. Beim Ablösen der Flechte vom Substrat war letzteres an seiner Oberfläche dicht von einem weissen Hyphengeflecht überzogen: das Vorlager der Lichenologen. Auf dem Querschnitt zeigte es sich zunächst, dass durch die Beschaffenheit der Markschicht die wellige Form der Thalluslappen bedingt wurde; sie wechselte nämlich von 90—280 μ Dicke, ihre Mächtigkeit schwankte also sehr beträchtlich, während die Gonidienschicht durchweg die gleiche Stärke von 50 μ besass. Die einzelnen Gonidien waren gelbgrün und zu Nestern vereinigt. Die obere Rindenschicht hatte 35 μ Durchmesser. Gegen das Substrat zu ist der Thallus durch eine schwarzbraune untere Rinde abgegrenzt, die aus gleichgefärbten, kurzgliedrigen, einander parallel verlaufenden Hyphen besteht. Einzelne Rhizinen jedoch durchbrechen diese Schicht und dringen bis 0,5 mm, also verhältnismässig tief, in das Substrat ein, so dass die Gesamtdicke der Hyphenzone bis 780 μ ansteigt.

Die ermittelten Beobachtungstatsachen bestätigen wieder, was wir bisher ohne Ausnahme gefunden haben: Bei den Silikatflechten betrug das Verhältnis zwischen Hyphen- und Gonidienzone oft bis 3 : 1, manchmal war es für die Gonidienzone noch günstiger (cf. Gyalolechia aurélla Körbr.), so dass diese die Hyphenschicht an Stärke bedeutend übertrifft, während sich hier als Verhältnis der Schichten 15 : 1 ergibt. Nach unsern bisherigen Erfahrungen kann dies nur von dem Gehalt des Substrates an kohlensaurem Kalk herrühren.

Dimelaena Mougeotioides Nyl.

Arn. Lich. exsicc. No. 789 c.

Die untersuchten Pflanzen waren auf kalkfreiem Gneisfelsen des Braundorfer Berges bei Stein an der Donau gesammelt worden. Der Thallus war dem Substrat dicht angepresst und von gelblichgrüner Farbe.

Beim Spalten des Substrates senkrecht zur Oberfläche liessen sich darin dicht unter der Oberfläche kleine Hohlräume wahrnehmen. In diesen Hohlräumen konnten mit dem Simplex bei 100facher Vergrösserung Hyphen und Gonidien bemerkt werden, letztere von rein grüner Farbe.

Der epilithische Thallus hatte im extremsten Fall bis 0,5 mm Mächtigkeit. Die obere Rinde war 15 μ dick, darauf folgte eine 140 μ dicke Gonidienschicht, aus einzelnen Gonidiengruppen bestehend. Der Durchmesser der einzelnen Gonidien schwankte zwischen 5 und 11 μ. Auffallenderweise waren diese epilithischen Gonidien nicht so rein grün gefärbt als die endolithischen, sie hatten vielmehr einen Stich ins Gelbliche.

Auf die Gonidienschicht folgen die Hyphen in einer Mächtigkeit von nur 105 μ. Es überwiegt also auch hier wie bei Gyalolechia aurella Krb. die Gonidienzone die Hyphenzone nicht nur relativ, sondern absolut.

Die einzelnen Thallusschollen sind von Trennungssäumen umschlossen, welche hellbraun gefärbt sind und aus kurzgliedrigen Hyphen bestehen. Die Breite dieser Säume schwankt zwischen 15 und 20 μ.

Auf der Oberfläche des Thallus waren kleine schwarze Punkte in grösserer Anzahl sichtbar, deren Durchmesser nur 40—50 μ betrug. Sie erwiesen sich als Kanäle, die bis zur Hyphenschicht hinabreichten und in der Mitte von kurzgliedrigen braunen Hyphen ausgekleidet waren, ohne jeden Inhalt. Diese Bildungen, welche den Eindruck von Parasiten machen, erwiesen sich bei näherer Untersuchung als während der Entwicklung abgestorbene Früchte.

Pleopsidium chlorophanum Wbg.

Arn. Lich. exsicc. No. 1159 c.

Die Flechten waren auf Gneisfelsen im Donautal bei Rossatz gewachsen. Das Substrat war völlig frei von kohlensaurem Kalk.

Das gelb gefärbte Lager ist im allgemeinen derb und schollig. Auch hier sind Trennungssäume und zwar von gelbgrüner Farbe vorhanden; sie sind ca. 30 μ dick und bestehen aus engverflochtenen Hyphen. Die obere Rinde ist 45 μ dick und besteht eigentlich aus zwei Schichten: einer äusseren gelben und einer inneren farblosen, die ganz allmählich ineinander übergehen. Die darunter befindliche Gonidienschicht hat eine Mächtigkeit von 150 μ. Die Gonidien sind bei der in Rede stehenden Art nicht in Nestern angeordnet, sondern treten vereinzelt und ziemlich regellos zwischen den Hyphen verteilt auf. Die Grösse der einzelnen gelbgrünen Gonidien schwankt zwischen 7 und 9 μ.

Die Hyphenschicht hat eine Dicke von 560 μ. Im Substrat konnten selbst mit dem Simplex bei 100facher Vergrösserung keine Hyphen gefunden werden; es liegt somit ein völlig epilithischer Thallus vor.

Auch bei der vorliegenden, auf kalkfreiem Substrat gewachsenen Spezies finden wir somit die bisher ermittelten Beziehungen zwischen anatomischem Aufbau des Thallus und der Beschaffenheit des Substrates bestätigt, wenn auch die Entwicklung der Gonidienschicht nicht so extremer Natur ist wie in einzelnen der oben besprochenen Fälle.

Es seien nun zunächst in nachstehendem noch ganz kurz die für unsere Frage in Betracht kommenden Tatsachen mitgeteilt, welche ich an einer weiteren Anzahl, teils auf reiner Silikatunterlage, teils auf Silikat mit wenig Kalk gewachsenen Arten, feststellen konnte. Ohne Ausnahme ergibt sich aus den folgenden Einzelbeschreibungen, dass die Gonidienschicht um so kräftiger, der pilzliche Teil um so schwächer entwickelt ist, je weniger das Substrat Kalk enthält.

Callopisma rubellianum Ach.

Arn. Lich. exsicc. No. 431.

Die untersuchten Individuen stammten ebenfalls aus dem Donautal von calciumkarbonatfreien Amphibolschiefern bei St. Michael bei Spiez.

Der Thallus dieser Art ist ziemlich dünn, nur 360 μ stark, von rotbrauner Farbe. Die obere Rinde ist 30 μ dick und besteht aus gelbraunen kurzgliedrigen Hyphen. Die dann folgende Gonidienschicht ist 70—80 μ stark. Die Algen sind gelbgrün und nicht in

Gruppen, sondern einzeln reihenförmig angeordnet; ihre Grösse schwankt zwischen 7 und 10 μ.

Die Hyphenschicht hatte 160 μ Durchmesser. An den Thallusrändern war eine 10 μ dicke Trennungsschicht entwickelt, die aus gelbbraunen kurzgliedrigen Hyphen bestand.

Aspicilia cinereorufescens Ach. subspec. sanguinea Krplh.

Arn. Lich. exsicc. No. 1584.

Die Flechte fand sich an grösseren calciumkarbonatfreien Steinen eines Augit-Porphyrgerölles am Wege gegen die Seisser Alpe bei Wolkenstein im Grödener Tal (Tirol).

Auf dem Querschnitt durch den Thallus fällt sofort die bedeutende Dicke der Gonidienschicht auf. Bei einer Mächtigkeit des Thallus von 330 μ insgesamt nimmt die Gonidienzone 190 μ ein, so dass nach Abrechnung der Rinde nur noch etwas über 100 μ für die Hyphenschicht verbleiben. Die Gonidienschicht übertrifft also hier das Mark um fast das Doppelte. Die Rinde selbst ist schwarz und 15—30 μ dick. Von dieser Farbe rührt auch die aschgraue Farbe dieser Flechte her. Die Gonidien sind gelbgrün, 9 μ gross und in unregelmässige Gruppen verteilt.

Aspicilia flavida Hepp.

Arn. Lich. exsicc. No. 1552.

Das Untersuchungsmaterial wurde auf calciumkarbonathaltigem Sandstein am Kaiserjoch nördlich von Pettneu in Arlberg (Tirol) gefunden.

Die Farbe des Thallus ist hellgraugelb, schmutzig, durch Anfeuchten geht sie in grün über.

Auch hier schien beim Betrachten mit blossem Auge ein dünner einheitlicher Thallus vorzuliegen, doch erwies sich die Kruste bei der Untersuchung mit dem Simplex bei 60facher Vergrösserung als aus einzelnen Schollen oder Feldern zusammengesetzt, deren jede für sich einen Thallus darstellte.

Da der Sandstein ziemlich weich war, so war es möglich, die Flechte nahezu vollständig vom Substrat loszulösen. Aus den noch anhaftenden Gesteinspartikelchen wurde dann das Calciumkarbonat

herausgelöst und es konnten dann auch die noch anhaftenden, dadurch isolierten Quarzkörnchen ausgewaschen werden.

Im Gegensatz zu Aspicilia cinereorufescens Ach. hatte hier die Gonidienschicht im Verhältnis zur Hyphenzone nur die Mächtigkeit von 1 : 5.

Die stärkere Entwicklung der pilzlichen Komponenten der Flechte ist auf den Gehalt an kohlensaurem Kalk zurückzuführen.

Die gelbgrün gefärbten Gonidien liegen dicht beieinander und messen ca. 7 μ im Durchmesser.

Die aus kurzgliedrigen Hyphen bestehende Rinde, die eine Dicke von 10—15 μ hat, ist gelblich gefärbt.

Buellia minutula Hepp.

Arn. Lich. exsicc. No. 1776.

Die Flechte stammt von calciumkarbonatfreiem Substrat. Sie war auf Amphibolschieferfelsen bei St. Michael unweit Spiez an der Donau gefunden worden.

Der Thallus ist ziemlich dünn und von weisslichgrauer Farbe. Die Gonidienschicht besitzt eine Dicke von 40 μ und ist aus einzelnen Gonidiennestern zusammengesetzt. Die Gonidien selbst haben 5—7 μ Durchmesser und sind gelbgrün gefärbt. Die Hyphenzone besitzt 150 μ Durchmesser.

Auch hier bildet der Thallus nicht ein zusammenhängendes Ganze, sondern besteht je nach dem Stadium der Entwicklung aus einer grösseren oder kleineren Zahl von Einzelthalli. Jeder derselben ist mit einem Umgrenzungssaum umgeben. Auch hier kommt, wie in allen bisher mitgeteilten analogen Fällen, das Längenwachstum der Hyphen zum Stillstand, sobald die Einzelthalli miteinander in Berührung treten. Die Trennungsschichten der einzelnen Thalli haben eine Stärke von 20—30 μ und sind vollständig schwarz gefärbt.

Wie sich aus den oben mitgeteilten Tatsachen ergibt, entwickelt sich die Gonidienschicht der auf calciumkarbonatfreiem Amphibolschiefer vegetierenden Flechten zwar auch nach dem Typus der Silikatflechten, allein ihre Mächtigkeit bleibt immerhin zurück gegenüber der Gonidienzone bei Aspicilia cinereorufescens Ach. subspec. sanguinea Krplh. auf Augitporphyr. Es verhält sich die Mächtigkeit der Gonidienschicht zu derjenigen des Markes bei Callo-

pisma rubellianum Ach. auf Amphibolschiefer wie 1 : 2, bei Buellia minutula Hepp. auf dem gleichen Substrat wie 1 : 4, bei Aspicilia cinereorufescens Ach. subspec. sanguinea Krplh. auf Augitporphyr wie 2 : 1.

Buellia aethalea Ach.

Arn. Lich. exsicc. No. 1767.

Das Untersuchungsmaterial war ebenfalls auf calciumkarbonatfreiem Gestein gewachsen. Es stammte aus Tirol, wo es an einzelnen grösseren Porphyrblöcken im Nadelholzwald der Raschötz oberhalb Unterkofel bei St. Ulrich, Gröden, gesammelt worden war.

Die Gonidienschicht ist 125 μ dick und ist aus einzelnen 11 μ grossen Gonidien zusammengesetzt, deren Farbe zwischen reingrün und gelblichgrün schwankt.

Die epilithische Hyphenschicht beträgt uur 70 μ, doch dringen vereinzelte Hyphen bis zu 3 mm in das Substrat ein.

Wie man sieht, liegt hier beinahe wieder dasselbe Verhältnis zwischen der Dicke der Gonidienschicht und der des Markes vor, wie bei Aspicilia cinereorufescens subspec. sanguinea Krplh. auf Augitporphyr. Alle Befunde sprechen dafür, dass calciumkarbonatfreier Porphyr einen ganz besonders fördernden Einfluss auf die Entwicklung der Gonidienschicht ausübt.

Catocarpus effiguratus Anz.

Arn. Lich. exsicc. No. 1556.

Die untersuchten Exemplare stammten gleichfalls sämmtlich aus Tirol, wo sie auf Phyllitfelsen auf dem Gipfel des Wirt ober St. Christof in Arlberg gewachsen waren. Das Substrat erwies sich frei von kohlensaurem Kalk.

Die Kruste der fraglichen Art ist schwefelgelb, deutlich in einzelne Thalluslappen geteilt, deren Grösse von 0,5—2 mm schwankt.

Das Substrat war auf der Oberfläche sehr uneben, von Rinnen und Furchen durchzogen, und da die Hyphen jede dieser Unebenheiten ausfüllten, so entstand in der Dicke des Thallus eine grosse Ungleichmässigkeit. Ein Eindringen der Hyphen in das Gestein selbst konnte ich jedoch nirgends wahrnehmen.

Dagegen war ganz deutlich zu verfolgen, dass der Thallus von einem Zentrum aus sich strahlenförmig entwickelt hatte.

Die Gonidienschicht war 150—200 μ stark. Dabei liess sich ein Unterschied in der Anordnung der Gonidien erkennen. Bis ca. 50 μ unter der Thallusoberfläche lagen die Gonidien sehr dicht beieinander und hatten dabei schön grüne Farbe. Dann folgte die Hauptschicht, in der die Gonidien ziemlich zerstreut lagen, und mehr hellgrüne Farbe hatten. Die Grösse der einzelnen Gonidien blieb dabei die gleiche, in beiden Fällen 9 μ.

Die Hyphenschicht war nur 300 μ stark, ihre Mächtigkeit betrug also kaum das Doppelte der Gonidienzone.

Die obere Rinde ist farblos und sehr dünn, nur ca. 8—9 μ dick. Dadurch tritt die Färbung der tieferen Schichten stark hervor.

Die seitlichen Trennungssäume sind 10—15 μ dick und bestehen aus kurzgliedrigen braunen Hyphen.

Rhizocarpon grande (Flk.).

Arn. Lich. exsicc. No. 1557.

Das untersuchte Material stammte von Sandsteingeröll zwischen Pettneu und St. Jakob aus Arlberg in Tirol.

Die Farbe des Thallus ist aschgrau bis graubraun. Von den Lichenologen wird derselbe als „warzig“ oder auch „geschwollen-warzig“ beschrieben. Er besteht eben auch hier, wie so oft bei Krustenflechten aus Einzelthalli, welche mit Begrenzungssäumen versehen sind. Auf der Unterseite ist der Thallus durch eine schwarze Rinde abgegrenzt.

Die Gonidienschicht in der Stärke von 45 μ wird aus dicht beieinanderliegenden Gonidien gebildet. Die einzelnen gelbgrünen Gonidien haben eine Dicke von 9 μ.

Die Hyphenschicht hat 160 μ Durchmesser. Verhältnismässig stattlich entwickelt ist die untere Rinde, ihre Dicke beträgt 50 μ. Sie ist in der gewöhnlichen Weise aufgebaut, d. h. sie besteht aus dunkeln kurzgliedrigen Hyphen. Ähnlichen anatomischen Bau zeigt die obere Rinde, die jedoch bedeutend dünner ist, nur 10 μ Durchmesser. Etwas dicker sind die seitlichen Begrenzungssäume mit 15 μ Durchmesser.

Wie die in vorstehendem mitgeteilten Messungen erkennen lassen, entspricht auch Rhizocarpon grande (Flk.) in bezug auf die anatomische Gliederung des Thallus dem Typus der Silikatflechten.

Lecidea obscurissima Nyl.

Arn. Lich. exsicc. No. 1586.

Die von mir untersuchten Pflanzen stammten aus dem Jamtal bei Galtur, Paznautal, Tirol, wo sie an einer Glimmerwand gewachsen waren. Das Substrat enthielt keinen kohlensauren Kalk.

Die Kruste ist nur grauschwarz und verdient somit nicht mit vollem Recht die Speziesbezeichnung. Sie stellt keinen geschlossenen Thallus dar, sondern besteht aus vielen kleinen Schollen.

Die Gonidienschicht ist auch bei dieser Art in zwei verschieden dichte Lagen getrennt, die eine obere Schicht, in welcher die Gonidien in grosser Anzahl dicht aneinander gelagert sind, hat 90 μ Durchmesser, darauf folgt gegen das Innere zu noch eine 30 μ dicke Schicht, die ebensowohl zur Gonidien- als zur Hyphenzone gerechnet werden kann, denn hier sind die Gonidien zwischen den Hyphen zerstreut. Erst hierauf folgt die eigentliche Hyphenschicht mit 90 μ Durchmesser. Hier überwiegt also wieder die Gonidienschicht direkt die Hyphenschicht, bezw. wenn man die Übergangszone von 30 μ, in der ja Gonidien und Hyphen gleichmässig verteilt sind, halb zur einen und halb zur andern Schicht rechnet, sind beide einander gleich. Es tritt uns also auch bei dieser Lecidea obscurissima Nyl. wieder der ausgesprochene Silikatflechtentypus entgegen.

Der Begrenzungssaum ist ziemlich dünn, er misst nur ca. 5 μ.

Placographa tesserata D. C.

Arn. Lich. exsicc. No. 1768.

Das Untersuchungsmaterial stammte von Flyschsandsteinfelsen des Hügels südlich von Zell bei Pfronten im Allgäu. Das Substrat war sehr feinkörnig, teilweise schon erdig verwittert, im übrigen enthielt es keinen kohlensauren Kalk.

Der epilithische Thallus zerfiel in eine 90—100 μ dicke Gonidien- und eine 140—420 μ dicke Hyphenschicht. Ferner fanden sich noch einzelne Hyphen in 2 mm Tiefe im Substrat vor.

Die rein grünen Gonidien waren dicht aneinander gelagert, ihre Grösse betrug 10—11 μ.

Die obere Rinde war 15 μ dick.

Die gleiche Stärke ungefähr hatte auch die Trennungszone, nur war diese schwarzbraun gefärbt.

Die grauweisse bis graubraune Kruste wird von den Lichenologen als „zusammenhängend, warzig gefeldert“ beschrieben. Tatsächlich ist jedoch der Thallus auch hier in einzelne selbständige Bezirke geteilt.

Die Ausmessungen der verschiedenen Thallusregionen ergeben wiederum völlige Übereinstimmung mit unsern bisherigen Untersuchungsergebnissen.

Lecanactis premnea Ach. form. argillacea Malbr.

Arn. Lich. exsicc. No. 1558.

Das Substrat war frei von Calciumkarbonat und bestand aus Mauerlehm der Häuser von Canisy, Dep. Manche, Hue.

Der Thallus dieser Flechte ist grünlich, mehlig, und unterschied sich in der Farbe nur wenig vom Substrat. Durch Aufweichen in Wasser und vorsichtiges Auswaschen gelang es, die Kruste vom Substrat zu trennen.

Auf einem Querschnitt hat die Gonidienschicht 110 μ Durchmesser und besteht aus hellgelbgrünen Gonidien von 7 μ Grösse, die einzeln zerstreut waren. Die Hyphenschicht hatte hier eine Stärke von 350 μ. Das Verhältnis zwischen Gonidienschicht und hyphoidalem Teil ist hier 1 : 3, und tritt auch hier wieder das relative Überwiegen des Gonidienteils gegenüber der Hyphenschicht klar hervor.

Usnea barbata var. hirta Fr.

Zum Schluss seien noch Beobachtungen über eine rindenbewohnende Strauchflechte mitgeteilt, welche ich einer in dem Staatsforste Kaar und Lattemar (Südtirol) auftretenden Kalamität verdanke. In dem genannten Forst tritt nämlich Usnea barbata in solcher Masse auf, dass es den Anschein gewinnt, es würde der Bestand durch die Flechte zu Grunde gerichtet. Ein überaus reiches Untersuchungsmaterial aus dem genannten Forst wurde mir von Herrn Prof. Dr. M. Fünfstück bereitwilligst überlassen.

Zum vollen Verständnis der Sachlage scheint es mir erforderlich, einige Angaben über die Vegetationsverhältnisse in dem fraglichen Gebiet vorauszuschicken.

Der Reichsforst Kaar und Lattemar liegt zwischen 1400 und 2000 m ü. M. Allenthalben sind die Stämme von Usnea besiedelt,

mit wenig Ausnahmen sehr reichlich und in üppigen Exemplaren. Die Hauptholzart ist die Fichte; die Tanne ist nur in den unteren Lagen vorhanden, und zwar nur ganz vereinzelt eingesprengt. In den höheren Lagen tritt Larix decidua Mill. und Pinus Cembra L. auf. In den obersten, an der Waldgrenze befindlichen Lagen tritt die Fichte zurück und es kommen dort hauptsächlich Lärche und Zirbelkiefer vor. Diese Waldgrenze, über welcher sich sogleich das Steingerölle von den Schutthalden des Lattemar befindet, und nicht weit davon entfernt sich die gewaltigen Felsmassen desselben auftürmen, ist nicht zugleich auch die Vegetationsgrenze. Die Baumgrenze ist durch die Terrainbeschaffenheit bedingt, welch letztere als sehr ungünstig für den Baumwuchs bezeichnet werden muss. Es fehlt der allmähliche Übergang in die Zwerg-, Krüppel- und Strauchform, die für die Baumvegetationsgrenze sonst charakteristischen Merkmale. Dass die Verhältnisse für den Baumwuchs im Gebiet sehr ungünstig liegen, erhellt aus den kleinen Jahresringen des Holzes (1 1/2—2 mm im Durchschnitt), dann aber auch gerade aus dem massenhaften Auftreten der Usnea. Die genannte Flechte vegetiert auf totem Gewebe. Auch in dem Reichsforst Kaar und Lattemar findet sie sich auf älteren und alten Baumindividuen derart, dass deren Äste aussen frei, innen von ihr befallen sind; hier ist es die schwache, schon abgestorbene Verästelung, an welcher die Usnea üppig vegetiert. Die Jugend ist auch dort von Usnea nicht befallen.

Bekanntlich sind für die obere Baumgrenze nicht allein die klimatischen Verhältnisse massgebend, sondern wesentlich auch die Wasserversorgung; in dem Grade, als letztere unzureichend wird, verkümmert der Baumwuchs und sinkt die Baumgrenze herab. Das ist in unserem Gebiet der Fall. Anderseits ist die Luftfeuchtigkeit hinreichend gross, um ein üppiges Gedeihen der Usnea zu ermöglichen. Ist dagegen die Bodenfeuchtigkeit gross genug, so stellt sich trotz reichlicher Luftfeuchtigkeit Usnea nicht in nennenswerter Weise ein, eben weil der Bestand sich gesund entwickeln kann. Letzteres ist beispielsweise im Berner Oberlande der Fall, wo man bei gleicher Meereshöhe in den Wäldern auf wasserreichem Boden, z. B. über Wengen, nur selten auf ganz bescheidene Exemplare von Usnea trifft.

Die Verhältnisse in dem in Rede stehenden Gebiet liegen also so, dass sich bei genügender Luftfeuchtigkeit Usnea auf dem ver-

kümmerten Bestande einstellt und nicht, wie vermutet wurde, die Verkümmerung des Bestandes eine Folge der Usneavegetation ist.

Ich untersuchte zunächst einen Ast von Pinus Cembra L. mit Usnea barbata var. hirta Fr. Der betreffende Zweig war vollständig mit Usnea bedeckt, hauptsächlich auf der Oberseite, doch war er noch lebend, während kleine Nebenästchen abgestorben waren. Letztere waren vollständig mit Usnea überwuchert.

Die stärksten Exemplare von Usnea waren stets an der Basis des Astes zu finden, während gegen den Scheitel zu nur ganz vereinzelte Thalli von kaum 1 cm Länge zu finden waren, im Gegensatz zu den ersteren, die bis 20 cm Länge hatten.

Was die Befestigung des Thallus auf dem Substrat anbetrifft, so dringt, wie schon Schwendener in seinen klassischen „Untersuchungen über den Flechtenthallus" angibt, der Markstrang bis zu einem gewissen Grade in die Rinde ein. Bei schwächerer Vergrösserung betrachtet, erscheint der Thallus wie abgeschnitten, was auch Schwendener völlig zutreffend abbildet. Bei stärkerer Vergrösserung jedoch bemerkt man deutlich, wie sich das Markhyphenbündel teilt und einzelne Stränge von Hyphen, aus ca. 10—12 einzelnen Hyphen bestehend, tief in das Substrat eindringen durch die abgestorbene Rinde hindurch in das lebende Gewebe, wo sie sowohl zwischen den einzelnen Zellen unter Resorption der Mittellamellen hindurchwachsen, als auch in einzelne lebende Zellen eindringen. Letzteres findet jedoch, soviel ich ohne Ausnahme feststellen konnte, nur bei sehr kräftigen Flechtenindividuen statt. Der Beobachtung stellen sich hier sehr grosse Schwierigkeiten entgegen. Einmal kommen, wie es scheint, Perforationen der Membran lebender Zellen von seiten der Flechtenhyphen sehr selten vor, dann aber starben die so angegriffenen Zellen offenbar sehr bald ab, und es lässt sich dann auf rein anatomischem Wege nicht mehr entscheiden, ob die Zellwand im lebenden Zustand des Protoplasten durchbohrt wurde oder ob die Wand der abgestorbenen Zelle chemische Umwandlungen erfahren hat und erst dann von den Flechtenhyphen gelöst werden konnte. Ich pflichte in letzterer Beziehung den Anschauungen Lindaus[1] vollkommen bei, während die von ihm aufgestellten

[1] G. Lindau, Lichenologische Untersuchungen, Heft I, pag. 64. Dresden 1895.

Sätze: „Das Wachstum der Hyphen erfolgt nur intercellular durch Auseinandersprengen der Peridermschichten; niemals finden Durchbohrungen der Membran statt. Eine direkte Lösung der Cellulose durch die Hyphen ist ausgeschlossen“ . . . in solcher Allgemeinheit nach meinen oben mitgeteilten Beobachtungen nicht haltbar sind.

Rings um den Anheftungspunkt kräftiger Usnea-Individuen waren dicke braunschwarze Massen verteilt, die bei älteren Exemplaren wohl noch ein wenig den Thallus an der Basis und nach aufwärts überzogen, jedoch am meisten auf den strahlenförmig auf dem Substrat sich ausbreitenden Hyphenbündeln zu finden waren. Selbst bei ganz dünnen Schnitten waren diese Gebilde undurchsichtig.

Erst auf Zusatz von Chloralhydrat trat Aufhellung ein und es liess sich nun ein Gewirr von braunen, kugelig gegliederten Hyphen erkennen. Die Dicke der Glieder betrug ca. 10—11 μ, die Länge derselben schwankte sehr und konnte bis 200 μ erreichen. Die Hyphen waren sehr reich und unregelmässig verzweigt, manchmal geweihartig, manchmal kronleuchterartig hin und her gekrümmt. An der Spitze der einzelnen Hyphenfäden befand sich je eine ungefähr doppelt so lange Zelle, gegen das Ende zu etwas zugespitzt.

Früchte waren nur sehr selten zu finden und dann waren sie in ihrer Entwicklung selten so weit vorgeschritten, dass sie reife Sporen enthielten. Die Früchte stellten winzige Perithecien dar von ca. 20—70 μ Durchmesser, die auf dem Medianschnitt ein wabenartiges Bild boten. Mit der Nadel auseinandergezupft, zerfielen sie in einzelne kleine Zellen von ca. 3 μ Durchmesser. Diese die Perithecien aufbauenden Hyphen sind also viel zarter als die vegetativen Hyphen. Reife Sporen haben elliptische Form, sind braun gefärbt und besitzen 10,5 μ Länge und 7,5 μ Breite. In der Mitte haben sie eine Scheidewand, die Wandung ist aber hier nicht eingezogen.

Ein Stück Rinde von einem mit Usnea befallenen Zweig wurde an einer von der Flechte nicht bewachsenen Stelle mit dem Simplex auf etwaiges Vorhandensein in bezug auf den fraglichen Pilz untersucht. Es zeigte sich, dass der Pilz auch hier an den von Usnea nicht befallenen Stellen vorkam. Er drang hier etwas in die oberste Rindenschicht ein, die abgestorben war.

Bei einer Usnea, die auf Abies excelsa an demselben Stand-

ort gewachsen war, war weder am Anheftungspunkt noch auf der Rinde etwas von den Pilzhyphen zu finden.

Auf Usnea von Larix decidua Mill. und Lonicera coerulea L. aus dem gleichen Forst waren ähnliche, jedoch bedeutend kleinere Hyphenwucherungen des fraglichen Pilzes und nur in geringer Anzahl vorhanden.

Diese Beobachtungen sprechen sehr dafür, dass der Pilz Usnea auf Pinus Cembra sehr bevorzugt und vielleicht nur gelegentlich auf andere Substrate übergeht.

Schon Zopf[1] bat einen ähnlichen Pilz beschrieben, den er auf Lecanora badia fand und Sphaerellothecium araneosum genannt hat.

So übereinstimmend nun in einigem die beiden Formen sind, z. B. in der Ausbildung der Hyphen und Perithecien, so zeigen sie doch wieder so grosse Unterschiede, dass sich die Aufstellung einer eigenen Art nicht umgehen lässt. Ich nenne ihn wegen seines Vorkommens:

Sphaerellothecium alpestre nov. spec.

Mycel epiphytisch, in der Fläche ausgebreitet, aus weitlumigen, kugeligen, braunen Zellen bestehend, reich und unregelmässig verzweigt; Perithecien selten, kugelig mit dünner Wandung, nur aussen gebräunt; Schläuche in geringer Anzahl mit Jod keine Färbung gebend, achtsporig; Sporen elliptisch, zweizellig ohne Einschnürung in der Mitte, 10 : 7 μ, von brauner Farbe.

Der beschriebene Pilz ist bis jetzt nur aus dem Reichsforste Kaar und Lattemar bekannt; er kommt vielleicht selten vor, denn ich fand ihn bis jetzt noch niemals auf Usnea von andern Standorten (Schwarzwald, Alb, Schweiz).

Er lebt sowohl saprophytisch als parasitisch, denn wie wir gesehen haben, kommt er auf der abgestorbenen Rinde für sich allein vor. Auf Usnea entwickelt er sich am kräftigsten, wo er am Grunde des Thallus an den Stellen hauptsächlich sitzt, wo die Markhyphenbündel in das Substrat eindringen.

---

[1] Zopf, Untersuchungen über die durch parasitische Pilze hervorgerufenen Krankheiten der Flechten, erste Abhandlung, pag. 82 ff. Halle 1897.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Der von den Lichenologen bei sehr vielen Krustenflechten als warzig, körnig, gefeldert, staubig etc. beschriebene Thallus ist kein zusammenhängendes Ganzes, sondern besteht aus zahlreichen selbständigen Einzelindividuen. Das Wachstum der letzteren wird eingestellt, in der Regel unter Ausbildung eines Begrenzungssaumes, sobald die Einzelthalli miteinander in Berührung treten. Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass nur in seltenen Fällen diese Einzelthalli Heimungsprodukte von Sporen sind. Sie entstehen jedenfalls sehr häufig dadurch, dass die über das Substrat weit hinwachsenden Thallushyphen auf ihnen als Gonidien zusagende Algen treffen.

An Silikatflechten treten weder Ölhyphen noch Sphäroizellen auf, auch dann nicht, wenn sie bis zu einer Tiefe in das Substrat hinabwachsen, bei welcher an Kalkflechten regelmässig jene Ölzellen vorhanden sind.

Die Gonidienschicht der Silikatflechten besitzt im Vergleich mit den Kalkflechten eine sehr beträchtliche Mächtigkeit; letztere übertrifft häufig diejenige der Hyphenschichte um das Mehrfache, eine Erscheinung, welche bisher bei den Kalkflechten noch niemals beobachtet worden ist. Die chemische Zusammensetzung des Substrates ist nicht allein von Einfluss auf den Chemismus der Hyphen, sondern auch auf die Entwicklung der Gonidien.

Die Rindenflechten entwickeln sich zwar ganz allgemein auf abgestorbenem Substrat und werden infolgedessen der Baumvegetation nicht gefährlich, allein in besonders für den Flechtenwuchs günstigen Fällen sind die Hyphen auch imstande, durch die Membranen in die lebende Zellen einzudringen und letztere dadurch zum Absterben zu bringen.

Untersuchungen über Thallusbildung und Thallusbau in ihren Beziehungen zum Substrat bei siliciseden Krustenflechten.

Von

Eugen Stahlecker.

Einleitung.

Die nachfolgenden Untersuchungen möchten einerseits die Frage ihrer Lösung näher führen, inwieweit bei Flechten, speziell bei siliciseden Krustenflechten der anatomische Aufbau des Thallus durch die chemische Beschaffenheit des Substrats beeinflusst wird, — anderseits möchten sie einen Beitrag liefern zur Kenntnis der Entstehung und Entwicklung, resp. Ausbreitung der Gesamtkruste einiger auf kieselsäurereichem Untergrund vegetierenden Krustenflechten. Im Verlauf der nachfolgenden Darstellung wird sich ergeben, dass auch die Frage nach der Entwicklung der Gesamtthalluskruste in einigem Zusammenhang mit der chemischen Beschaffenheit des Wohngrundes der Flechten steht.

Von vornherein musste ich deshalb darauf bedacht sein, den petrographischen Charakter und die chemische Beschaffenheit des Substrats weit genauer, als dies seither je geschehen ist, festzustellen und in Betracht zu ziehen. Zwar hat schon Lang[1] auf die Notwendigkeit, dies zu tun, hingewiesen; allein er selbst hat, wenn er auch die petrographische Seite der Frage mehr als andere berücksichtigte, sich doch noch mit ziemlich allgemeinen Unterscheidungen begnügt. Immer mehr aber drängte sich mir die Überzeugung auf, dass ohne eingehende Untersuchung der petrographischen

---

[1] Lang, Beiträge zur Anatomie der Krustenflechten. Inaugural-Dissertation. Stuttgart 1903. p. 11.

Verhältnisse des Substrats, ja schliesslich ohne die chemische Analyse ein volles Verständnis für den Flechtenbau sich nicht gewinnen lässt.

Meine Ausführungen werden demnach sich etwas eingehender mit den Substraten beschäftigen, dann den Thallus im allgemeinen, seine Ausbreitung und Entwicklung und seine allgemeinen Beziehungen zu den Substraten ins Auge fassen, endlich im besonderen den anatomischen Aufbau des Thallus vornehmlich in seiner Beziehung zu den Substraten behandeln. — Die von mir genauer beschriebenen Spezies haben sich hauptsächlich deswegen zu genauerer Untersuchung und Darstellung geeignet, weil sie mir in verschiedenen Exemplaren auf qualitativ verschiedener Siedelungsgrundlage zu Gebot standen. Die an ihnen beobachteten Erscheinungen haben sich sehr häufig als typisch erwiesen; ich konnte mich deswegen im wesentlichen darauf beschränken, meine Untersuchungen weiteren Materials nur insoweit heranzuziehen, als sie zur Ergänzung des Gesamtbildes oder zur Erhärtung wichtiger Ergebnisse nötig erschienen.

A. Die untersuchten Spezies und ihre Substrate.

So sind es denn hauptsächlich zwei Rhizocarponspezies, welche meinen Aufstellungen als Grundlage dienen: Rhizocarpon coniopsoideum Hepp und Rhizocarpon concentricum Dav. respektive Rh. excentricum Ach., Nyl.

Von Rhizocarpon coniopsoideum hatte ich drei Nummern (120, 121, 497) der Arnoldschen Exsikkatensammlung zur Verfügung mit zusammen 5 Stücken, deren Substrat teilweise sehr verschiedener Art ist. Die den Arnoldschen Exsikkaten beigefügten Substratbezeichnungen sind durchaus nicht verlässlich, sondern vielfach ungenau oder geradezu unrichtig. Bei den genannten Nummern sind die Substrate, wie folgt, bezeichnet:

No. 120: „Auf einem Gneisblocke am Waldsaum auf einem Hügel zwischen Haarkirchen und Merlbach (daselbst auch an Glimmerblöcken.) 10. Aug. 1890.“

No. 121: „An Gneisblöcken auf der Höhe zwischen Neufahrn und Merlbach. 20. Sept. 1890.“

No. 497: „An Amphibolitgesteinen auf der bewaldeten Höhe von Haarkirchen gegen Irschenhausen. 22. Juli 1898.“

Die Nummer 120 enthält zwei Stücke, wohl von einem und demselben petrographischen Vorkommen eines ziemlich verwitterten Gneises. Die Stücke brauchen also hinsichtlich ihres Substrats nicht unterschieden zu werden. Die Gneisunterlage führt reichlich Glimmer (hellen und dunklen) und enthält im übrigen eine ziemlich kompakte Mischung von Quarz und Feldspat zwischen den Glimmerlagen.

Auch in der Nummer 121 sind zwei Stücke vereinigt, aber Stücke von ganz verschiedenem Gesteinscharakter. Ich nenne sie 121 a und 121 b. No. 121 a hat als Substrat ebenfalls einen Gneis, eine parallele Schichtung von Quarz- und Feldspatlagen, mit weniger Glimmer. Der Feldspat herrscht vor. Die Verwitterung ist weniger vorgeschritten als bei No. 120. No. 121 b ist ein sehr dunkler, nach seiner Färbung von Anfang an als stark basisch zu vermutender Amphibolit: schieferig aggregierte Hornblende mit wenig Feldspat.

Bei No. 497 stimmt die Arnoldsche Bezeichnung. Das Substrat ist ein äusserst feinkörniger, dünnschieferiger Amphibolit von hellerer Farbe als der vorhergenannte und daher in der chemischen Zusammensetzung vermutlich saurer.

Demnach haben wir wohl mit dreierlei Nährböden für die vorliegenden Exemplare unserer Flechte zu rechnen, nämlich mit 1. Gneis, frei von $CaCO_3$, arm an basischen Bestandteilen überhaupt (120 und 121 a). 2. Amphibolit von mehr basischer Beschaffenheit (497). 3. Amphibolit mit erheblichem Prozentsatz basischer Bestandteile (121 b).

Von Rhizocarpon concentricum Dav. und Rhizocarpon excentricum Ach., Nyl. lagen mir zusammen sechs Exemplare vor. Die Formen concentricum und excentricum zu unterscheiden, halte ich für unnötig und ungerechtfertigt, da sie so sehr im ganzen Habitus wie in den einzelnen systematischen Merkmalen übereinstimmen, dass schon deswegen ihre Unterscheidung nicht notwendig wäre. Dazu kommt aber, dass auch die Anordnung der Früchte — das einzige unterscheidende Merkmal — nicht eine so bestimmte ist, dass nicht die eine Form in die andere überginge. So sind bei Rh. concentricum (Arnold No. 122) die Früchte nicht überall

konzentrisch angeordnet. Sichelförmige Thalluskomplexe (Fig. 1) mit sichelförmiger Anordnung der Apothecien lassen vermuten, dass die Entwicklung der Früchte nicht von einem Zentrum ausgeht. Denn, würden auch irgendwelche physikalische Bedingungen eine vollständige allseitige Entwicklung verhindern, so müssten die betreffenden Thalluskomplexe wenigstens halbkreis- oder sektorenförmig ausgebildet sein, aber nicht sichelförmig. Ausser diesen sichelförmigen Früchtegruppen sind aber auch vollständig exzentrische vorhanden. Anderseits neigen bei Rh. excentricum (so in No. 124 bei Arnold) die Früchte stellenweise wieder deutlich zu konzentrischer Gruppierung, wie denn die Neigung zu linienförmiger Fruchtordnung auch sonst bei Krustenflechten zu beobachten ist, so dass Rh. concentricum nur als eine Spielart von Rh. excentricum anzusehen sein dürfte und es am besten ist, die treffliche zusammenfassende Körbersche Bezeichnung subconcentricum für beide Formen beizubehalten. Jedenfalls bedingt ihre subtile Unterscheidung keine Differenzierung im Thallusbau oder Thalluswachstum und kann daher für die Zwecke der vorliegenden Untersuchung füglich ausser acht gelassen werden. Überhaupt ist, wenn irgendwo, so in der Lichenologie die vielfach beliebte Speziesmacherei nicht am Platz, wo ein und dieselbe Form nach der chemischen Zusammensetzung des Substrats, wie nach physikalischen Bedingungen, nach dem Wassergehalt, nach dem Altersstadium etc. gänzlich verschiedenen Habitus aufweisen kann.


Fig. 1.

Wie gesagt, konnte ich von Rhizocarpon subconcentricum Kbr. sechs Stücke untersuchen, je zwei in den Nummern 122, 123, 124 in der Arnoldschen Sammlung von Trockenexemplaren. Die Arnoldschen Bezeichnungen lauten:

No. 122: „Rhizocarpon concentricum. Auf Sand- und Glimmersteinen eines Steinhaufens zwischen Dettenhausen und Egling. 26. Juli 1890."

No. 123: „Rhizocarpon excentricum. An Kieselsteinen des Fusswegs ausserhalb Pullach gegen Baierbrunn. 8. Sept. 1890."

No. 124: „Rhizocarpon excentricum. Auf Sand- und Glimmersteinen in einer mit jungen Fichten bewachsenen Kiesgrube an der Strasse im Forstenrieder Park bei München. 5. Juli 1890."

Auch hier ist mit den Substratbezeichnungen nichts anzu-

fangen. Ausdrücke wie „Glimmersteine“ oder „Kieselsteine“ besagen ja überhaupt nichts Besonderes. Ich bin genötigt, zunächst alle sechs Stücke für sich zu bezeichnen, da in allen drei Fällen die in den Nummern vereinigten Stücke petrographisch und chemisch verschiedenartige Substrate aufweisen.

In der Nummer 122 haben wir a) einen glaukonitführenden Molassesandstein mit geringem Gehalt an $CaCO_3$, b) einen tonigen Kalksandstein, dichter als der vorige und reicher an $CaCO_3$; in der Nummer 123 bei beiden Exemplaren anscheinend ebenfalls einen Molassesandstein, etwas grobkörniger als 122a und zwar a) deutlich, aber schwach auf HCl reagierend, b) auf HCl nicht mehr reagierend, ursprünglich wohl ebenfalls $CaCO_3$ enthaltend, aber durch Auslaugung bei der Verwitterung des Kalkgehalts verlustig gegangen; in der Nummer 124 zwei Stücke protoginartigen Gesteins (Alpengranit), a) stärker, b) weniger stark verwittert.

Waren bei Rhizocarpon coniopsoideum Hepp lauter karbonatfreie, dagegen in der prozentualen Mischung basischer und saurer Bestandteile verschiedene Substrate gegeben, so kommen nun bei Rhizocarpon subconcentricum Kbr. Substrate mit Calciumkarbonatgehalt, und zwar mit quantitativ verschiedenem Gehalt an $CaCO_3$ hinzu. Genauer genommen handelt es sich um 1. mehr oder minder sauren Granit (124); 2. Molassesandstein von verschiedener Korngrösse und mit verschiedenem Gehalt an $CaCO_3$ (122a, 123); 3. dichten tonigen Kalksandstein mit bemerkenswertem Gehalt an $CaCO_3$ (122b).

B. Die Entwicklung des Gesamtthallus und ihre Abhängigkeit vom Substrat.

1. Der allgemeine Habitus der untersuchten Spezies und die Besiedelungsfläche bei geschichteten Substratgesteinen.

Der makroskopische Habitus bei Rhizocarpon coniopsoideum Hepp ist der eines grauschwarzen oder gelbgrauen von zahlreichen, erst bei genauer Besichtigung in die Augen fallenden, kleinen Rissen durchfurchten dünnen Überzugs. Bei 121b ist der Thallus etwas rauher, kräftiger entwickelt, bei 497 glatter, zierlicher. Die Flechte überzieht bei letzterer Nummer das die Unterlage bildende glatt-

gescheuerte Geschiebestück gleichmässig, übrigens auf solchen Teilen der Oberfläche, wo diese die Schichtflächen schneidet. Bei einem der Gneisstücke in No. 120 ist die besiedelte Bruchfläche teilweise identisch mit den Schichtflächen, da sie die letzteren unter kleinem Winkel schneidet. Bei allen übrigen Stücken breitet sich der Flechtenthallus nicht auf den Schichtflächen, sondern wie bei No. 497 auf solchen Flächen aus, welche die Schichtung quer gebrochen haben, obwohl stark verwitterte, also der Besiedelung wohl längst an und für sich zugängliche Schichtoberflächen vorhanden sind. — Auch sonst, bei anderen Flechtenarten habe ich die Beobachtung gemacht, dass bei geschichteten Gesteinen offen liegende Schichtflächen nicht besiedelt waren, sondern zumeist die quer zur Schichtung laufenden (Fig. 2) bevorzugt wurden.

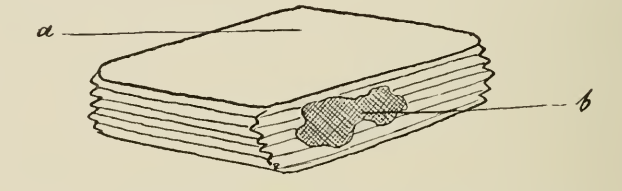


Fig. 2. Schematisch. a nackte Schichtfläche, b Flechte.

Vielleicht ist diese Bevorzugung von solchen Flächen geschichteter Gesteine, welche die Schichtung brechen, eine zufällige; vielleicht hängt sie mit der an dem Exsikkatenmaterial natürlich nicht mehr festzustellenden Orientierung, Beschattung etc. des Substrats zusammen. Man könnte ja vermuten, dass die durch den Abbruch der Schichten hervorgerufene Riefung mit den Schichtfugen dem Flechtenthallus die Anheftung und das Eindringen zum Zweck der Nahrungsaufnahme erleichtert. Allein dem widersprechen andere, weiter unten namhaft gemachte Erwägungen, und wenn die Flechte die am stärksten verwitterten Gesteinsflächen unter Umständen verschmäht, zeigt dieser Umstand, dass sie einer chemisch und physikalisch zersetzenden Vorbereitung der Substrate für die Ansiedelung nicht bedarf. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass der Anflug von Sporen und Algen durch die Schichtfugen begünstigt wird. Auch die länger anhaltende Befeuchtung solcher Flächen kann ihre Bevorzugung durch die Flechte genügend begründen.

Mag es übrigens dahingestelllt sein, ob die Wahl der An-

siedelungsfläche mit dem Schichtenverlauf etwas zu tun hat oder nicht, so scheint doch die Anordnung der Früchte mit der Schichtung der Gesteinsunterlage einigermassen zusammenzuhängen. Am deutlichsten ist dies bei dem Exemplar No. 121 a, wo die Anordnung der Apothecien ganz deutlich den Schichtfugen entlang getroffen ist, jedoch so, dass die Apothecien nicht in den Schichtfugen selbst sitzen. Sie meiden diese sogar geflissentlich und haben die Schichtwülste besetzt, was jedenfalls für die Verbreitung ihrer Sporen die günstigere Anordnung ist.

Der Thallus von Rhizocarpon subconcentricum Kbr. bildet makroskopisch betrachtet eine weissliche, rahmartige Kruste. Der allgemeine Habitus stimmt bei allen vorliegenden Exemplaren im wesentlichen überein — abgesehen von der mehr oder weniger konzentrischen Anordnung der Früchte. Nur bei 124 a weicht der allgemeine Eindruck etwas ab. Der Thallus erscheint wie ein schmutziger staubiger Überzug, weniger als deutliche Kruste. Die Früchte sind weniger zahlreich und zum Teil im Thallus verborgen, — wohl ein von den übrigen Proben verschiedenes Altersstadium der Flechte.

Die Frage, welche Oberflächenteile der Gesteinsunterlage vorzugsweise bewohnt werden, fällt hier von selber weg, da bei sämtlichen Probestücken eine Schichtung der Gesteinsunterlage nicht in Frage kommt.

2. Die Felderung des Gesamtthallus.

Die Prüfung des Thallus bei starker Vergrösserung im auffallenden Licht (Zeiss Simplex bis zu 100 : 1) ergab für Rhizocarpon coniopsoideum Hepp und Rh. subconcentricum Kbr. ein in den wesentlichen Grundzügen übereinstimmendes, auch für andere Krustenflechten massgebendes Bild.

Der Thallus erscheint gefeldert, durch rissartige Vertiefungen in polygonale unregelmässig begrenzte Lappen oder Schollen zerteilt. Bei Rh. subconcentricum sind die Einzelfelder meist durch besonders scharf gerandete Risse getrennt, so dass die Einzelfelder scharf und eckig abgerissen erscheinen, während bei Rh. coniopsoideum die Felderchen sich zwischen den Furchen in die Höhe wölben, also abwärts gebogene Ränder haben. Auch tangentiale Schnitte (der Siedelungsfläche und Thallusoberfläche parallel

genommen), durch mehrere benachbarte Felder zugleich geführt und im durchfallenden Licht des Mikroskops geprüft, lehren, dass die Thallusfelder getrennt, polygonal geformt, bei No. 120 der Exsikkaten beispielsweise 200—250 μ im Durchschnitt breit sind. Doch ist die Trennung keine so scharfe, dass nicht auch einmal zwei aneinandergrenzende Felder durch einen Isthmus verbunden wären; auch zeigen offenbar zusammengehörige Thallusstücke, die einen einheitlichen Eindruck machen, unvollkommen, d. h. von einer Grenze des Feldes nicht ganz bis zur anderen verlaufende Risse und Sprünge (Fig. 3), die der Beginn weiteren Fortschreitens der Felderung sein könnten. Bei No. 122 der Exsikkaten Arnolds

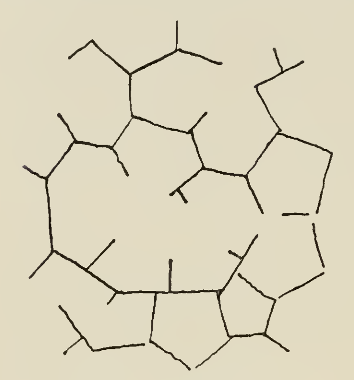


Fig. 3. Schematisch.

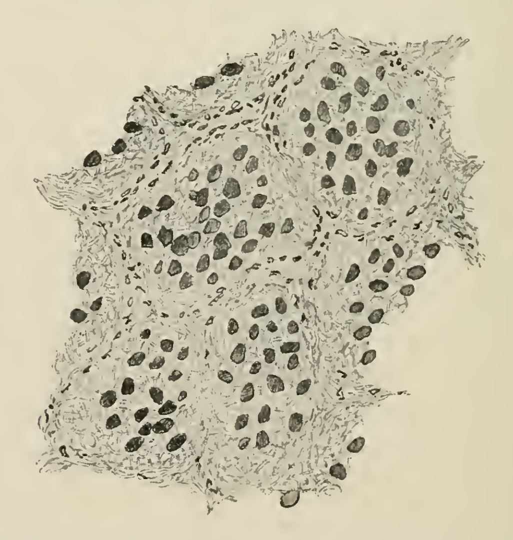


Fig. 4. Flächenschnitt durch den Thallus von Rhicocarpon subconcentricum (Arnold No. 122). Verwachsung einzelner Thallusfelder. Die kleinen schwärzlichen Partikelchen sind Reste der früheren Berindung der Einzelfelder und lassen den Verlauf der Grenzlinien noch erkennen. Die Hyphen am Rande der früheren Einzelfelder ziehen noch dem Rande entlang, sind aber mit denen der Nachbarfelder verflochten.

haben wir Bezirke von grösserer Ausdehnung als die Einzelfelder es sind, von nicht geschlossenen, einander entgegenstrebenden Rissen durchzogen (Fig. 3).

Auch die tangentialen Schnitte durch den Thallus zeigen den letzteren häufig zwar in einzelne Felder differenziert, diese Felder aber wie zusammengewachsen, durch ein gemeinsames Hyphengeflecht verbunden und nicht oder unvollständig durch besondere Berindung getrennt (Fig. 4). Bei Rh. subconcentricum 124 a sind die Risse sowieso schmäler, die Rissung stellenweise auffallend unvollkommen. Aus dem bisherigen Befund ergibt sich also noch nicht mit Sicherheit, dass die Einzelfelder ebensoviele Einzelthalli darstellen, und dass wir es nicht mit einem Gesamtthallus der Flechte, sondern mit einer Summe von Einzelthalli zu tun haben, wie dies Bitter[1] und Friederich[2] mitgeteilt haben. Die nächstliegende Erklärung der unvollkommenen Felderung der Gesamtkruste wäre ja doch die, dass diese Felderung ein sekundärer Vorgang wäre, der sich uns in verschiedenen Fortschrittsstadien zeigte.

3. Isolierte Einzel-Thallusfelder.

Allein in den Aussenzonen, da wo die Thallusränder der Gesamtkruste in die unbewohnten Bezirke des Substrats sich verlieren, finden sich einzeln sitzende rundliche höckerartige Thallusfelder und zwar bis zu den kleinsten Dimensionen, herunter bis zu schätzungsweise 50 μ Durchmesser oder noch weniger. Besonders deutlich ist diese Erscheinung bei Rh. coniopsoideum zu beobachten. Aber auch Rh. subconcentricum hat diese vorgeschobenen einzelnstehenden ganz kleinen Thalli, wenn auch nicht bei sämtlichen vorliegenden Proben. Merkwürdigerweise sind diese isolierten Thalluskörperchen hier rostgelb, also anders als die übrige weisslichgraue Thalluskruste gefärbt, so dass man zunächst an ihrer Zugehörigkeit zu unserer Flechte zweifeln könnte. Die abweichende Färbung findet jedoch schon in dem Umstand eine Erklärung, dass ein die weissliche Färbung des älteren Thallus

[1] Bitter, Über das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIII. 1. p. 55 ss.

[2] Friederich, Beiträge zur Anatomie der Silikatflechten. Inaugural-Dissertation. Stuttgart 1904. p. 7.

bedingendes, äusserst dichtes Geflecht weisser Rindenhyphen bei diesen jungen Thalli noch nicht in gleichem Masse wie bei älteren Flechtenteilen ausgebildet ist.

Es war ausserordentlich schwierig, diese winzigen isolierten Thalluskörperchen abzuheben und unter das Mikroskop zu bringen. Es geschah dies mit einer sehr feinen Nadel während der Beobachtung im auffallenden Licht mit dem Zeissschen Simplex oder mit dem Zeissschen binokularen Mikroskop. Dann wurden die Objekte — an Schnitte war entfernt nicht zu denken —, um ihre Zusammensetzung zu erkennen, gequetscht. Dabei zeigte es sich, dass wir es wirklich mit Thallusbildungen zu tun haben. Es sind Gemeinschaften meist schon dick übereinander geschichteter Gonidien mit Pilzhyphen. Masse liessen sich infolge der durch die Quetschung erfolgten Zerstörung nicht mehr feststellen. Die kleinsten dieser Objekte gewann ich von Rhizocarpon subconcentricum No. 122a. Hier erwies sich eines dieser Körperchen (das Präparat ging mir leider sogleich wieder verloren und konnte nicht weiter verwertet werden) als ein Gemenge paraphysenartig parallel liegender langer Hyphen, zahlreicher Gonidien und vieler reifer Sporen unserer Flechte. Ein anderes erschien als eine Art Thallus, die Gonidien zumeist in kleineren Partien, dicht von Hyphen umklammert, die Hyphen in dichten Strängen oder Filzen, stellenweise quastenartig von einem Punkt auseinanderstrebend; dazwischen eine Spore liegend, fest verwachsen mit einem Hyphengeäst und kleinen Algen dazwischen. Spuren von Keimung waren weder hier noch in sonstigen Präparaten bei diesen Sporen zu entdecken. Von diesem Umstand wird weiter unten noch einmal geredet werden.

Bei denjenigen Exemplaren von Rhizocarpon subconcentricum in der Arnoldschen Trockensammlung, bei welchen diese vorgeschobenen Thalli fehlen, finden sich einzelne Früchte vorgeschoben ohne deutlich erkennbaren zugehörigen Thallus, den letzteren offenbar vollständig zudeckend. Auch bei anderen Krustenflechten findet sich dieselbe Erscheinung.

Jene einzelnstehenden Thallusfelderchen nun sprechen ziemlich gewichtig für die Entstehung der ganzen Thalluskruste aus lauter Einzelthalli, die im Zusammentreffen polygonale Form annehmen. Die unvollständige Abgrenzung einzelner Felder ist dann nicht ein Stadium unvollendeter sekundärer

Rissbildung, sondern sie zeigt den Beginn der Verwachsung resp. Verschmelzung älterer Thalli, wie sie Bitter l. c. nachgewiesen hat. Hiermit stimmt auch die bei den vorliegenden und anderen Krustenflechten an manchen tangentialen Thallusschnitten von mir gemachte Beobachtung undeutlicher, wie verwaschen erscheinender Begrenzungszonen zusammen. Vergl. hierzu die Zeichnung Fig. 4 und ihre Erklärung.

Auch der abweichende Habitus des mehrfach genannten Thallus von No. 124a mit der weniger scharfen Felderung und den kleineren spärlicheren Früchten ist leicht erklärt, wenn wir in dieser Thalluskruste ein seniles Flechtenexemplar sehen.

4. Präkurrierende Hyphen und undifferenzierter Thallusrasen.

Wo unsere Flechten — und hierin verhalten sie sich ganz typisch — auf dem Gestein noch keine eigentliche Thalluskruste gebildet haben, erscheinen schwärzliche, dendritisch verzweigte, das Substrat überspinnende Gebilde, welche insbesondere regelmässig auch die kleinen vorpostenartigen Einzelthalli umgeben. Diese dendritisch verzweigten, oft dicht verlaufenden und zu einer Art Rasen zusammentretenden, oft lose verästelten Bildungen gleichen unter dem Simplex oder dem Stereoskopmikroskop dem makroskopischen Bilde kleiner feinverästelter Laubmoose. Wo sie sich zu dichteren Knäueln scharen, sitzen manchmal kleine Thalli, deren Bau mit dem der eigentlichen Thallusfelder übereinstimmt. Diese Thalli scheinen im Grösserwerden das dunkle Gespinst zu resorbieren. Die dendritischen Auflagerungen gehen stellenweise, besonders auf sauren Gesteinspartikeln, in Fäden aus, die sich dem substraten, im übrigen noch nackten Gestein fest anpressen. Hauptsächlich eines der Gneisstücke der Exsikkatennummer 120 zeigte diese Erscheinung auf einer grösseren von der Flechte noch wenig bestandenen Quarzpartie. Die Fäden folgen dabei oft den natürlichen Vertiefungen der Quarzoberfläche, kriechen aber auch über Wülste hin. Wo die Bahnen solcher Fäden sich kreuzen, aber auch getrennt vom Verlauf der im allgemeinen sonst schwach verzweigten Fäden, zeigen sich wieder die moosigen Polster jener schwarzen Auflagerungen.

War schon die Feststellung dieser Verhältnisse mit dem

Simplex (Vergrössung 100 : 1) eine sehr anstrengende und zeitraubende Arbeit, so bedurfte es bei der Kleinheit der Objekte der peinlichsten Sorgfalt, um geeignete Teile der dendritischen Auflagerungen, und vollends unendlicher Geduld und vieler missglückter Versuche, um Stückchen der zuletzt genannten festaufgepressten Fäden zur Untersuchung im durchfallenden Licht unter das Mikroskop zu bringen.

Diese Fäden erwiesen sich bei starker Vergrösserung gesehen als mehr oder weniger durchsichtige, hellere oder dunklere, unseptierte fadenförmige Zellen, von denen eine mit Gesteinspartikelchen kandiert war[1]. — Die dendritischen Auflagerungen erschienen unter dem Mikroskop im durchfallenden Licht als ein dichteres Hyphengeäst von dunklerer Farbe. Gonidien habe ich in diesem Hyphengeäst bei den ersten Präparaten, die ich davon fertigte, nicht entdeckt. Diese ersten Präparate wurden von dem besagten Gneisstück mit den unbewohnten Quarzpartien und den festanhaftenden Fäden in der Nähe der letzteren weggenommen. Später fand ich in Präparaten von derselben Flechtenprobe mit jenen Hyphen auch Gonidien vergesellschaftet, allerdings nur spärlich und von geringsten Dimensionen (2—3 μ). In einem Fall fanden sich in Teilung begriffene Algen in diesen Gebilden, in Präparaten von den anderen Proben von Rh. coniopsoideum schon massenhafte Gonidien und dazwischen ab und zu reife Sporen des Flechtenpilzes.

Bei No. 497 der Arnoldschen Exsikkaten intermittieren die Thallusfelder, auch wo die Kruste sonst ein grösseres Ganzes bildet, stellenweise auf Strecken von ca. 1 mm Durchmesser. Die Zwischenräume deckt rasenartig ein schwärzlicher dichter Belag. Dieser Belag zeigt bei der genaueren Untersuchung ein dichtes Aggregat kurzgliedriger Hyphen, von dem einzelne Präparate gonidienlos waren, andere spärliche, sehr kleine Gonidien enthielten. Auch in diesen die Flechtenkruste unterbrechenden Bezirken finden sich winzige Einzelthalli. — Ähnliche Befunde, d. h. Hyphen mit mehr oder weniger Gonidien vergesellschaftet, ergaben sich bei der Untersuchung des gleichen dendritisch verzweigten oder rasenartig das Gestein überziehenden schwärzlichen Belags bei anderen Krustenflechten.

---

[1] Vergl. hierzu die Beobachtungen Langs, Beiträge zur Anatomie der Krustenflechten. Inaugural-Dissertation. Stuttgart 1903. p. 15, 16.

Was ergeben nun diese Befunde? Sie lassen sich alle aufs schönste miteinander in Einklang bringen durch die Annahme, dass wir es hier mit einem schliesslich zur Thallusbildung führenden Mycel zu tun haben, womit insbesondere die schon angeführte Beobachtung stimmt, dass dieses dunkle Mycel die einzelnstehenden Thallusfelderchen kranzartig umgibt, oder anders ausgedrückt, dass da, wo dieses Mycel am dichtesten ist, sich isolierte Thallusfelder oder auch Apothecien aus demselben erheben. Auch die Beobachtung stimmt damit zusammen, dass sich diese Bildung vorzugsweise auf den frischesten Stücken der Gesteinsunterlage zeigt, insofern auf solchen die Flechte noch nicht lange siedeln, die Thallusbildung also noch nicht im Endstadium angelangt sein wird. Die Entwicklung geht ohne Zweifel aus von den fest auf dem Gesteinsuntergrund haftenden schwarzen Fäden, die ich als gleichsam vorauseilende, vom Mutterthallus zentrifugal fortkriechende, gonidiensuchende Hyphen deute und kurz p r ä k u r r i e r e n d e H y p h e n fäden nenne. Da die Pilzhyphen überhaupt, wenn sie in das symbiotische Verhältnis mit Flechtengonidien eintreten, sich wesentlich ändern und ein ihnen sonst fremdes, ganz besonderes chemisches Verhalten annehmen; da ferner nachgewiesenermassen die Abscheidung der Flechtensäuren durch die Pilzhyphen je nach den Umständen eine qualitativ und quantitativ sehr variable ist, dürfen wir ohne weiteres vermuten, dass die präkurrierenden Hyphen ihren eigenen Chemismus haben. Es handelt sich also bei ihnen um eine besondere Art von Hyphen, mit eigenem Chemismus zur ersten Bewältigung des oft ganz frischen Gesteinsuntergrunds versehen, die eine Zeitlang ohne Algen vegetieren, noch im Ernährungshaushalt der Mutterthalli stehend, bis sie imstande sind, mit Hilfe von aussen ihnen zugeführter Gonidien neue Thalli zu bilden. Da sie sich vorzugsweise auf Quarz, dem härtesten und widerstandsfähigsten Ansiedelungsgrund, finden, vermute ich sogar, dass sie das H a u p t m i t t e l, wenn nicht das einzige Mittel d e r F l e c h t e sind, a u f d i e s e m s c h w i e r i g e n W o h n g r u n d s i c h h e i m i s c h z u m a c h e n, da Sporen, Soredien etc. auf ihm sich gar nicht einnisten könnten. Möglicherweise werden die präkurrierenden Hyphen bei ihrer thallusbildenden Tätigkeit unterstützt, möglicherweise aber auch verdrängt durch auskeimende Sporen des Flechtenpilzes, welch letztere in

diesem Mycel sich leicht einbetten können, wie ich sie denn auch darin vorgefunden habe — allerdings nie in keimendem Zustand.

Es stünde demnach der Flechte zur weitergreifenden Thallusbildung eine doppelte Möglichkeit zu Gebot. Einerseits hätte sie die auskeimende Spore, anderseits die vom Mutterthallus ausgesandte präkurrierende Hyphe zur Verfügung, welche beide entweder getrennt voneinander, jede für sich, mit Gonidien in Gemeinschaft treten können, oder, wo sie zufällig zusammentreffen, in gegenseitiger Unterstützung — oder Konkurrenz (so, dass die Spore die Hyphe ausser Funktion setzte) zur Thallusbildung führen. Die Leistung der auskeimenden Spore dabei ist freilich vorläufig nur eine theoretisch gedachte. Die Frage, ob solche Sporen wirklich auskeimen, ist noch nicht gelöst und wird weiter unten noch zur Sprache gebracht werden.

Zunächst haben wir bei den präkurrierenden Hyphen noch zu verweilen.

5. Korrosion des Quarzes durch die präkurrierenden Hyphen.

Da jene zentrifugal vom Mutterthallus sich entfernenden Hyphen dem darunterliegenden Gestein so fest anhaften, ja sogar in einem Fall sich ganz mit Gesteinsteilchen verwachsen zeigten, liegt die Frage nahe, ob sie das Gestein selbst anzugreifen vermögen, eine Frage, die um so mehr Interesse bietet, als es sich dabei um den chemisch und physikalisch so widerstandsfähigen Quarz handelt. — Friederich[1] schreibt zwar: „Nach der Entfernung der Hyphen zeigten sich dann an solchen (d. h. mit Hyphen fest verwachsenen) Quarzkörnern dem Verlauf der Stränge entsprechende Korrosionen.“ Er gibt jedoch nicht an, auf welche Weise er dies festgestellt hat. Da nun die natürliche Oberfläche des Quarzes sowieso wie korrodiert und mannigfach durchfurcht erscheint, schien mir zunächst nicht ausgeschlossen, dass Friederich sich auch getäuscht haben könnte. Immerhin aber erscheint die Korrosion des Quarzes durch Flechtenhyphen an sich als wahrscheinlich, wenn die Flechte auf dem Quarz heimisch werden soll. Um das diesbezügliche Verhalten der Flechtenhyphen festzustellen, behandelte ich die betreffende Stelle bei No. 120 der Arnoldschen

[1] Friederich, l. c. p. 10.

Exsikkaten, wo die präkurrierenden Hyphen den Quarz in Angriff genommen haben, mit Salpetersäure, welche alle organische Substanz zerstört, den Quarz aber intakt lässt. Nachdem die aufliegenden Hyphen mit HNO_3 weggeätzt und ihre Reste mit Wasser weggewaschen waren, wurde die Stelle mit Fuchsinlösung tingiert, dann die Flüssigkeit mit Fliesspapier aufgesogen. Nun zeigten sich wirklich die Hyphenbahnen noch rot gefärbt, und es ergab sich in roten Fäden ein mit dem ursprünglichen, das die schwarz aufliegenden Fäden dargeboten hatten, übereinstimmendes Bild: der Quarz ist also faktisch durch die Hyphen genau ihrem Verlauf entsprechend korrodiert worden.

Dasselbe Experiment machte ich bei einer auf reinem Quarz gefundenen Lecidea crustulata (Ach.) Kbr. Das Substrat ist eine Quarzdruse von Neubulach im württembergischen Schwarzwald, woselbst ein mehrere Kilometer langer quarzitischer Gang den Buntsandstein durchsetzt und, an die Oberfläche tretend, eine ganz sterile Halde bildet, die reichlich mit Stücken reinen Quarzes übersät ist. Das mir vorliegende Handstück trägt zwischen und auf den hervorragenden Quarzpyramiden der Druse die fruchtende, im übrigen höchst dürftig entwickelte Flechte. Eine ausgebildete Thalluskruste ist noch nirgends vorhanden; es sind nur schwärzliche, auch wieder dendritisch verzweigte Auflagerungen, die in einzelne Hyphenstränge und -fäden auslaufen. Die schwärzlichen Auflagerungen setzen sich zusammen aus kurzgliederigen dunkelgraugrünen Hyphen, sind stellenweise noch ohne Gonidien, stellenweise mit winzigen Gonidien (1—2 μ) vergesellschaftet, an manchen Stellen enthalten sie Gonidien in lebhafter Teilung; — sie entsprechen also ganz dem Typus des besprochenen zur Thallusbildung führenden Mycels.

Die Korrosion des Quarzes konnte hier mit der angegebenen Methode nicht so vollkemmen nachgewiesen werden, wie bei No. 120 der Arnoldschen Trockenflechten. Die Hyphenbahnen färbten sich nicht überall, am wenigsten da, wo der Quarz den Eindruck vollkommener Frische macht, wie denn das ganze Handstück ein noch frischer Quarz ist. Doch gelang auch bei diesem Substrat die Färbung an einzelnen Stellen und der ganze Befund widerstreitet deswegen trotz seines z. T. negativen Ergebnisses nicht der Annahme von der Korrosion des Quarzes, weil offenbar hier die

Flechte ganz jugendlich, der Quarz noch ganz frisch, der Einwirkung der Hyphen noch nicht genügend lange ausgesetzt ist. Die Einwirkung der Hyphen kann recht wohl doch schon vorhanden sein, wenn sie auch noch nicht stark genug ist, um bei der angewandten Methode deutlich sichtbar zu werden.

Es ist somit an der Tatsache der Korrosion, also der chemischen Zerstörung des Quarzes durch Flechtenhyphen, speziell durch die präkurrierenden Hyphen füglich nicht zu zweifeln, und es ist bedeutungsvoll, dass die Flechten mit ihrer Hilfe auch den frischesten Quarz bewältigen. Nicht bedürfen sie einer irgendwie vorangehenden atmosphärischen Zersetzung oder Aufbereitung; ja, sie bedürfen nicht einmal irgendwelcher physikalischen Lockerung oder unebener Oberfläche des Substrats als mechanischer Erleichterung ihrer Anheftung; und so ist es nicht die Gesteinsverwitterung im gewöhnlichen Sinne, sondern es ist die unscheinbare Flechte selbst, welche die Gesteinszerstörung und die Humifizierung beginnt, so auch auf dem härtesten und beständigsten Gestein, der freien Kieselsäure, der Welt der Organismen den Einzug eröffnet und eben damit den Prozess einleitet, der seinen Abschluss findet in der Kultur der Menschen.

6. Ungleichmässige Besiedelung verschiedenartiger Gesteinsgemengteile durch die Flechten.

Wir sehen dementsprechend mächtige Felsen reinen oder fast reinen Quarzes mit einer Flechtendecke bestanden, z. B. die Quarzfelsen des „Pfahls“ im Bayrischen Walde oder die zutage tretenden Quarzgänge der rheinischen Devonschieferformation. Das schliesst jedoch nicht aus, dass quarzdurchsetzte Silikatgesteine vielfach ein Zurückbleiben der Flechtenwucherung auf den Quarzpartikeln gegenüber den übrigen Gesteinsgemengteilen aufweisen. Ein Gestein freilich, das wie der Amphibolit in No. 497 der Arnoldschen Trockenflechten eine sehr dichte Packung feinkörniger Partikel darstellt, wird wohl sowieso von Anfang an von der Flechte gleichmässig in Angriff genommen werden, und schliesslich wird auch bei grobkörnigen Stücken ihr die gleichmässige Besiedelung gelingen, wie dies z. B. bei dem einen Exemplar in No. 120 der Exsikkaten deutlich der Fall ist. Dagegen lässt sich bei den

verschiedenartigsten Substraten ebenso deutlich nachweisen, dass nicht nur die Besiedelung des Quarzes, wo ausser dem letzteren noch andere Gesteinsteile der Flechte zur Verfügung stehen, langsamer vor sich geht, sondern dass überhaupt die Flechten gewisse petrographische Bestandteile des Wohngrundes bevorzugen resp. vernachlässigen.

Schon oben (p. 415) wurde auf ein Gneisstück in No. 120 der Arnoldschen Exsikkaten hingewiesen, bei dem der Quarz nackt zutage tritt und soeben von den präkurrierenden Hyphen in Angriff genommen wird. Auch bei dem Gneisstück 121 a bleibt der Quarz vielfach nackt. Bei No. 257 (Arnold) sind in einem dichten Amphibolit grobe Quarzeinsprenglinge nur mangelhaft und spärlich von der sonst gleichmässig wuchernden Flechte (Stigmatomma clopimum Kmplb.) besetzt. Die gleiche Beobachtung von dem Freibleiben des Quarzes war bei Rhizocarpon subconcentricum Kbr. auf Granit (Arnolds Exsikkaten No. 124) zu machen, ebenso bei Stigmatomma clopimum Kmplb. auf Granit und bei einer Reihe anderer Granit bewohnender Flechtenexemplare. Ein sehr deutliches Beispiel für die genannte Erscheinung bot ein von Herrn Prof. Dr. Sauer mir gütigst beschafftes Exemplar eines Flechtenthallus auf Granit von Burgbach im Kinzigtal. Der Thallus stellt noch keine ausgebildete Flechte dar. Seine Bestimmung ist, da er noch nicht fruchtet, nicht möglich. Er bildet zunächst eine staubige, weissgraue Kruste, welche aber jedes Quarzkorn des Granits noch frei gelassen hat, so dass alle die rauchgrauen Quarzkörner wie ebenso viele dunklere Punkte oder Flecke von dem helleren Thallus sich abheben und das Ganze wie gesprenkelt aussieht (vergl. die Abbildung 1—3 auf der beigegebenen Tafel).

Aber nicht nur dem Quarz gegenüber zeigen sich unsere Flechten zunächst zurückhaltender. Bei dem grobkörnigen Hornblendeschiefer, der dem Trockenexemplar No. 121 b in Arnolds Sammlung zur Siedelungsunterlage dient, sind Stellen, an denen der Feldspat die Oberfläche bildet, teilweise unbewohnt oder nur spärlich mit dem Thallus bestanden, obwohl der Feldspat ziemlich brüchig ist, während im ganzen Wachstumsbezirk der Flechte die letztere auf oberflächlichen Hornblendekristallen nirgends fehlt. Es hat also dieselbe Flechtenspezies auf Gneissubstrat den Quarz, auf Amphibolitgrund den Feldspat gemieden.

7. Die Beziehungen zwischen der ungleichmässigen Thallusentwicklung und der Verschiedenheit des Substrats.

Von vornherein sind es nun zwei Möglichkeiten, dieses Verhalten der Flechten zu erklären. Entweder ist es durch die physikalischen, d. h. strukturellen Verhältnisse des Nährbodens bedingt, oder aber sind die chemischen Verschiedenheiten des letzteren der Grund.

Ist die physikalische Beschaffenheit der der Flechte als Wohnstätte dienenden Gesteinsteile der Grund für die Bevorzugung oder raschere Besiedelung des einen vor dem anderen, so kann es sich hierbei nur um eine Erleichterung oder Erschwerung der mechanischen Bewältigung des Substrats für die Flechte handeln. Eine derartige Erleichterung könnte geschehen durch vorgeschrittene Verwitterung, durch welche Gesteine von kompakterer Struktur gelockert und einer mechanischen Inangriffnahme zugänglicher gemacht werden. Ausserdem könnte die verschiedengradige Spaltbarkeit der Mineralbestandteile eines Gesteins eine ihr proportionale verschiedengradige Zugänglichkeit für unsere Flechten bedingen. Wenn aber diese physikalischen Verhältnisse der von den Flechten zu besetzenden oberflächlichen Gesteinsteile eine Rolle spielen, dann müssen sich Spuren der mechanischen Bewältigung des Substrats auffinden lassen. Es muss mit anderen Worten der Flechtenpilz irgendwie in das Substrat mechanisch eindringen, etwa auf Haarspalten oder Blätterdurchgängen vorwärts dringen, die Struktur des Gesteins irgendwie benützen — und beeinflussen.

Vor allem müsste sich dies beim Glimmer in Anbetracht seiner vorzüglichen Spaltbarkeit nachweisen lassen. Auch verwitterter Feldspat sollte — vorausgesetzt, dass es sich um physikalische Verhältnisse handelte — einen bevorzugten Wohngrund für die Flechten abgeben.

Diese Erwägungen leiteten mich bei der Untersuchung der Frage, ob die physikalische Beschaffenheit oder mechanische Zugänglichkeit des Substrats das Flechtenwachstum erleichtert. — Schon in anderem Zusammenhang wurde darauf hingewiesen (p. 410), dass die Flechten unter Umständen die am stärksten verwitterten Gesteinsflächen auffallenderweise verschmähen und frische in Angriff nehmen. Es handelte sich also hauptsächlich darum, die

einzelnen Mineralbestandteile der Substratgesteine auf das mechanische Eindringen der Flechtenhyphen hin zu prüfen. Vor allem den Glimmer.

Zu dieser Prüfung schien sich der ziemlich verwitterte Gneis in No. 120 der Arnoldschen Exsikkaten zu eignen, der dunklen und hellen Glimmer führt, und dessen Feldspat infolge der Verwitterung leicht bröckelt. Um etwaige in das Gestein eingedrungene Hyphen konstatieren und untersuchen und jede etwaige mechanische Beeinflussung des Substrats durch den etwa vorwärtsdringenden Flechtenpilz genau feststellen zu können, ätzte ich wieder die Flechte oberflächlich mit HNO_3. Sowohl Glimmer wie Quarz und Feldspat mussten bei kürzerer Einwirkung der Säure widerstehen, während die organische Substanz der Flechte zerstört und so das Substrat von dem epilithischen Teil des Thallus befreit werden musste. Der Thallus wurde also mit HNO_3 beträufelt, nachher abgewaschen, die breiig gewordenen Pflanzenteile mit zuvor geglühter, also weicher Nadel vorsichtig abgekratzt und mit einem rauhen Tuche abgerieben. War nun auch HNO_3 in die Fugen und Blätterdurchgänge des Gesteins eingedrungen, so mussten doch die zersetzten Pflanzenteile, wenn solche endolithisch vorhanden waren, noch anwesend und sichtbar sein.

Zunächst nahm ich Muskovitschüppchen vor, die nach der geschilderten Behandlung an die Oberfläche getreten waren. — Wirklich zeigten sich diese Muskovitschüppchen an einer Stelle von braunen Hyphen netzartig durchzogen. Die Hyphen hatten dünne längliche Zellen, dazwischen aber auch rundliche kurze rosenkranzartig oder traubig angeordnete, so dass zunächst die Vermutung nahe lag, man könnte es mit Ölzellen zu tun haben. Bei näherer Untersuchung und Vergleichung mit Langs[1] Befunden stellte es sich heraus, dass hier der gleiche Parasit vorliegt, den Lang mehrfach angeführt[2], und wegen dessen er sich mit Bachmann auseinandergesetzt hat. Ein Zusammenhang der braunen Hyphen mit der vorliegenden Flechte (Rhizocarpon coniopsoideum) lässt sich nicht nachweisen. Dass sie das Mycelium eines fremden Pilzes sind, geht auch daraus hervor, dass an anderen Stellen die Glimmerplättchen nicht von diesen, noch von andersartigen Hyphen durch-

[1] Lang, l. c. p. 25.

[2] Ders., l. c. p. 13, 21.

setzt sind. Nirgends zeigte der Parasit Beziehungen zu Gonidien irgendwelcher Art. Ich habe denselben Parasiten, ebenso wie Lang[1] häufig bei meinen Flechtenuntersuchungen angetroffen, bei der vorliegenden und bei anderen Spezies und auf allen möglichen Substraten. — Auffallend ist bei dem in Rede stehenden Befund in Glimmerblättern die weitgehende Ähnlichkeit des mikroskopischen Bildes mit einigen Abbildungen bei Bachmann[2], die er von Hyphen, ebenfalls in Muskovit vorgefunden, gegeben. Möglicherweise gehören die von ihm gesehenen Hyphen deswegen auch nicht dem Thallus der von ihm untersuchten Flechte an, sondern einem fremden Pilz, und eine Nachprüfung seiner Ergebnisse wäre wohl angezeigt. — Von dem Eindringen der Hyphen des Flechtenpilzes im Glimmer konnte ich nirgends auch nur eine Spur entdecken.



Fig. 5. Vergr. 250 : 1.

Mit der gleichen Methode an dem genannten Gneisstück vom darüberwuchernden Thallus befreite Feldspatstückchen, deren oberflächliche Teile leicht zertrümmert wurden, um das etwaige Eindringen der Hyphen zu erkennen, ergaben gleichfalls ein negatives Resultat. Nirgends war die geringste Spur des Flechtenpilzes innerhalb des Gesteins zu erkennen, nirgends nur auch die geringfügigste Erscheinung, die eine mechanische Inangriffnahme des Minerals durch Pilzhyphen hätte schliessen lassen können. Die an sich ja vielleicht etwas rohe Methode der Prüfung konnte deswegen einem Erfolg nicht hinderlich sein, weil der Feldspat infolge starker Verwitterung leicht bröckelte. Anhaftende oder zwischeneindringende

[1] Lang, l. c. p. 13, 21.

[2] Bachmann, Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrem Substrat. Berichte d. deutsch. Bot. Gesellsch. 1904. Bd. XXII Heft 2. Mit Tafel VII.

Hyphen wären daher erhalten geblieben und hätten um so eher vermutet werden können, als der nach zwei Richtungen gut, und überhaupt sogar nach drei Richtungen, spaltbare durch die starke Verwitterung in seiner Molekularstruktur wesentlich gelockerte Feldspat ein verhältnismässig leichtes Eindringen des Thallus oder einzelner Hyphen gestattet hätte. Trotzdem ist hiervon nichts zu beobachten, während z. B. fremde Algen in Haarspalten des Gesteins unter der Flechte eingedrungen und in Vermehrung begriffen waren.

Auch mit der grünlichen Hornblende des Handstücks No. 121 b in der Exsikkatensammlung wurde dieselbe Untersuchung auf eindringende Hyphen angestellt, und mit demselben negativen Ergebnis. Wenn Hyphen in das Mineral eingedrungen waren, so konnten sie der Beobachtung um so weniger entgehen, als die betreffende Hornblende in kleinen Teilstücken durchsichtig ist.

Überhaupt habe ich nirgends bei den von mir untersuchten Kieselflechten das Gestein von Hyphen durchdrungen gefunden, auch nicht Sandstein mit Calciumkarbonatgehalt. Bei Rhizocarpon subconcentricum z. B. habe ich beide Substrate der Exsikkatennummer 122 der Behandlung mit etwas verdünnter Salzsäure unterzogen und zwar wiederholt, das einemal die Substrate einige Minuten, das anderemal 18 Stunden der Einwirkung der Säure aussetzend. Der $CaCO_3$-Gehalt der Stücke ist nicht so gross, dass das Gestein auch nach dieser langen Säurebehandlung nicht seine Konsistenz noch behalten hätte. Absuchen der so behandelten Substrate nach Hyphen auf einer zur Thallusoberfläche senkrechten Fläche mit dem Simplex bei hundertfacher Vergrösserung im auffallenden Licht lieferte kein Ergebnis. Auch vorsichtige Zertrümmerung der obersten, unmittelbar unter der Flechte liegenden Gesteinsschicht zeigte neben den restierenden Quarzpartikeln keine pflanzlichen Teile.

Wenn also bei den mir vorliegenden Kieselflechten die Pilzhyphen weder in Quarz oder zwischen Quarzkörnern, noch in Feldspat oder Hornblende, noch in Glimmer, noch in kalkhaltigen Sandstein eindringen; wenn sie brüchigen Feldspat weniger bedecken als Hornblende; wenn sie stark verwitterte Flächen vermieden und dafür frischen Bruch in Angriff genommen haben: so spielen also für die Besiedelung der Flechte die strukturellen

Verhältnisse des Gesteinsuntergrunds überhaupt keine Rolle. Und wenn vielleicht auch, wie oben (p. 410) gesagt, die die Schichtung brechenden Flächen bevorzugt werden, so kann dies in der länger anhaltenden Befeuchtung solcher Flächen genügend begründet sein.

Ist es aber nicht die strukturelle Beschaffenheit, so kann nur die chemische Eigentümlichkeit des Substrats die Flechte veranlassen, gewisse Gesteinsteile vor anderen zu bevorzugen. Sehen wir uns die zunächst verschmähten Teile näher an! Der Quarz wird am längsten gemieden. Quarz aber ist freie reine Kieselsäure (SiO_2). Auf Hornblendeschiefer bleibt der Feldspat neben der bewohnten Hornblende frei. Der Feldspat enthält in den hier allein in Betracht kommenden Varietäten 60 und mehr Prozent SiO_2, die dunkle Hornblende dagegen nur 40—50%, Der Quarz ist saurer als der Feldspat, der Feldspat saurer als die Hornblende. Der Flechtenpilz bevorzugt also offenbar die basischeren Gesteinsbestandteile und nimmt, wenn ihm solche zur Verfügung stehen, die saureren zunächst nicht in Angriff. Somit wird auf Gneis der Feldspat in erster, dasselbe Mineral von derselben Flechte auf Hornblendeschiefer in letzter Linie angegriffen, und zwar weil hier neben dem Feldspat die basischere Hornblende zur Verfügung steht, dort der saurere Quarz. Der Quarz des Gneises und der Feldspat des Hornblendeschiefers wird aber doch von der Flechte auch besetzt. Die Flechte weicht den sauren Gesteinsteilen also nicht überhaupt aus, wohl aber braucht sie längere Zeit, um saurere Partien von einiger Ausdehnung zu besiedeln. Der oben hervorgehobene Satz ist demnach dahin zu ergänzen: Der Flechtenpilz verschmäht die sauren Teile nicht überhaupt, aber er bewältigt sie langsamer.

8. Der Vorgang bei Bildung der Gesamtflechtenkruste.

So haben wir denn, um uns ein Bild von den Vorgängen bei der Entwicklung der Gesamtflechtenkruste zu machen, ein erstes Stadium der Besiedelung in jener Krustenbildung der Granitflechte von Burgbach (s. oben p. 421) vor uns, wo von dem ganz jugendlichen Thallus sämtliche Quarzkörner noch freigelassen sind. In anderen von den geschilderten Fällen hat sich ein normaler

Thallus auf den basischen Oberflächenteilen gebildet. Präkurrierende Hyphen werden von einem Mutterthallus ausgesandt, um auch die sauren Teile, um insbesondere auch den Quarz in Angriff zu nehmen. Diese Hyphen verzweigen und kreuzen sich. Es bildet sich zunächst ein verworrenes, noch wenig differenziertes Hyphengeäst, das in Gemeinschaft mit irgendwie zugeführten Gonidien eine Art dünnen Thallusrasen bildet, — ein eigentliches „Vorlager". Der Pilz ist in diesem Stadium schon fähig, Apothecien hervorzubringen. Mit oder ohne Beiwirkung von Sporen bilden sich aus oder auf oder unter oder zwischen diesem Thallusrasen einzelne isoliert stehende, wie Vorposten aufgestellte kleine Thalli und bei ihrer Vermehrung die eigentliche gefelderte Thalluskruste von normalem Habitus, indem die Einzelthalli bei ihrer Vermehrung und Ausbreitung mit den Rändern zusammentreffen, polygonale Form annehmen, ihre Ränder meist aneinander aufbiegen und so dem Gesamtthallus das rauhe krustige Aussehen verleihen. Später verwachsen und verschmelzen die Einzelfelder, zwischen denen das ursprüngliche undifferenzierte Thallusgeflecht von Anfang an eine gewisse Verbindung hergestellt hatte, dadurch, daß an Stelle der früheren Rindenhyphen sich ein Hyphengeflecht in langgestreckter, den früheren Begrenzungslinien der Einzelfelder folgender Anordnung legt. So wachsen die scharfen und tiefen Risse zwischen den Feldern stellenweise zu, einzelne Feldergruppen sind nur noch teilweise von Rissen durchzogen, die Kruste im ganzen wird glätter.

Dies dürfte für viele Krustenflechten eine, wenn auch vielleicht nicht die einzige Art normaler Thallusbildung sein.

Ich bin in der Lage, diese Auffassung durch ein besonders lehrreiches Belegstück zu erhärten. Es ist ein von Herrn Professor Dr. Fünfstück gesammeltes und mir freundlichst zur Verwertung überlassenes Exemplar von Rhizocarpon geographicum L. auf Tonschiefer aus dem Berner Oberland. Die Flechte zeigt wegen ihrer lebhaft gelbgrünen Farbe, vermöge deren der Thallus sich scharf von der dunkleren Unterlage abhebt, die Ausdehnung und Anordnung der Thallusfelder schon makroskopisch sehr deutlich. Sie bewohnt eine annähernd ebene Schichtfläche des Gesteins. Eine ziemlich scharfe Linie teilt deutlich das Bild, das die Flechte darbietet, quer in zwei gleichgrosse Hälften von verschiedenem

Aussehen. Auf der einen Seite haben wir eine ziemlich einheitlich gelbgrün erscheinende Fläche, unterbrochen von den zahlreichen schwarzen Früchten, ziemlich grosse Einzelfelder, durch schwarze schmale Risse getrennt, den Verlauf dieser trennenden Risse aber vielfach unvollkommen nach dem Schema der Zeichnung auf p. 412. Auf der anderen Seite der Bildfläche haben wir einzelne geschlossene Komplexe der Flechtenkruste, unterbrochen von dem schwärzlichen rasenartigen Thallusbelag. Die Einzelfelder dieser Komplexe sind kleiner, von breiteren und schärferen Rissen umgeben als in der jenseitigen Hälfte, jedes Einzelfeld vollständig begrenzt. In den schwärzlichen Rasenpartien verstreut sind viele runde, einzelnstehende Thalli, von den kleinsten kaum wahrnehmbaren bis zu fast normalen Dimensionen. Diese einzelnstehenden Thalli sind stellenweise ganz isoliert, stellenweise bilden sie schon mehr oder weniger dichte Gruppen. Die Abbildung dieses sehr lehrreichen Handstücks (Abb. 4 auf der beigefügten Tafel) gibt die Verhältnisse hinreichend deutlich wieder, wenn auch lange nicht so scharf wie das Original selbst, da die gelbe Farbe für die photographische Wiedergabe sehr ungünstig ist.

Das verschieden geartete Bild der beiden Hälften der flechtenbewohnten Fläche findet die einfachste Erklärung durch die Annahme, dass ursprünglich nur die eine Hälfte des (geschichteten) Gesteins oberflächlich zutage trat und von der Flechte besiedelt wurde. Nachher blätterten die die andere Hälfte ursprünglich bedeckenden Schichten ab, oder löste sich das ganze Schieferstück aus seinem anfänglichen Gesteinsverband, so dass auch die andere Hälfte für Licht, Luft, Wasser und damit für die Flechtenvegetation zugänglich wurde. Die Flechte, welche die erste Hälfte schon ganz überzogen haben mochte, breitete sich nun auch auf die andere aus. Es ist klar, dass hierbei eine scharfe Grenze zwischen älterem und jüngerem Flechtenbestand stehen bleiben musste. Die ältere Kruste ist die glatte, grösser gefelderte, zusammenhängende Flächen bildende, unvollständig durchrissene. Die Einzelthalli sind alle ausgebildet, haben sich zusammengeschlossen und untereinander zu verwachsen begonnen. Die rauhere, noch nicht geschlossene, kleiner und schärfer gefelderte, vielfach erst in der Ausbildung der isolierten Einzelthalli begriffene Kruste ist die jüngere.

Die geschilderten Vorgänge der Thallus- resp. Krustenbildung zeigen uns, was von der tatsächlich angewandten systematischen Verwertung der schärferen oder undeutlicheren Felderung, der rauheren oder glatteren Krustenbildung für die Einteilung der Flechtenformen zu halten ist. Ich kann mir nicht versagen, als Beispiel hierfür eben Rhizocarpon geographicum bei P. Sydow („Die Flechten Deutschlands." Berlin 1887. p. 196 u. 197) anzuführen. Nach der vorausgeschickten allgemeinen Diagnose heisst es dort:

„Formenreich:

f. contiguum Fr. — Felderchen flach, zusammenhängend und ineinanderfliessend, das Vorlager verdeckend.

f. atrovirens Fr. (= prothallinum Kbr.). — Felderchen klein, etwas zerstreut und getrennt. Vorlager vortretend.

f. geronticum Ach. (= alpicolum Kbr. pro parte) — Felderchen gross, intensiv gelb, geschwollen, fast runzelig.

pulverulentum (Schaer). — Felderchen ziemlich getrennt, weiss bestaubt.

immundum Kbr. — Felderchen zuletzt schmutzig ockergelb.

f. lecanorinum (Flk.). — Felderchen warzig aufgedunsen. Früchte eingesenkt, gleichsam lekanorisch berandet.

f. urceolata Schaer. Früchte krugförmig, an der Mündung hell."

Bei der ersten und zweiten dieser hier angeführten Formen haben wir es ganz sicher mit einem älteren und einem jüngeren Stadium der Krustenbildung zu tun, ebenso wohl bei den Unterabteilungen der Form geronticum.

9. Die Beteiligung der Flechtensporen an der Thallusbildung.

Ob bei der geschilderten Thallusbildung Sporen des Flechtenpilzes beteiligt sind oder nicht, muss vorläufig noch dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist dies möglich; denn ich habe nicht nur auf und zwischen und unter, ja mitten im Thallus der ausgebildeten Flechten bei fast allen untersuchten Spezies verstreute reife Sporen des betreffenden Flechtenpilzes in ziemlicher Anzahl entdeckt, sondern auch, wie oben schon angeführt, in jenen mehrfach beschriebenen Thallusrasen oder Vorlagern und dendritischen Auflagerungen. Dass es sich um Sporen des jeweils in Betracht kommenden Flechtenpilzes handelte, liess sich leicht kontrollieren, da die Apothecien

oft ebenfalls reife Sporen enthielten. Die auf oder zwischen dem ausgebildeten Thallus verstreuten reifen Flechtensporen waren am besten zu finden, wenn vom Thallus Flächenschnitte abgehoben und unter das Mikroskop gebracht wurden. Dieselben verstreuten Sporen habe ich wie bei den Arnoldschen Exsikkaten, so auch bei lebender Xanthoria parietina (Okt. 1904) auf dem benachbarten Substrat ausserhalb des Thallus gefunden, ebenfalls durch Flächenschnitte, die von den benachbarten Holzteilen abgehoben wurden.

Dass übrigens diese Sporen, wenn die Flechte fruchtet, gefunden werden müssen, ist klar. Weit wichtiger ist die Frage, ob sich keimende Sporen finden lassen. Bei den untersuchten Exsikkaten fand ich aber trotz anhaltenden und genauen Nachforschens bei etwa zwei Dutzend verschiedenen Exemplaren keine auskeimenden Sporen. Öfters zwar glaubte ich solche gesehen zu haben. Die Sporen erschienen oft von einer gallertigen Haut umgeben; letztere schien da und dort kleine Ausstülpungen zu zeigen oder ab und zu auch vereinzelte Anfänge von Keimschläuchen. Allein in keinem derartigen Fall war ich sicher, ob nicht in der Nähe liegende abgerissene Hyphenenden oder ähnliche fremde Erscheinungen das Bild vorgetäuscht hatten, da ja in meinen Präparaten die Sporen überhaupt in oder auf oder neben einem Gemenge von Hyphen und Algen lagen, und ich wage nicht, das Vorhandensein gekeimter oder keimender Sporen in den untersuchten Exsikkaten zu behaupten. Auf der Suche nach keimenden Sporen der lebenden Xanthoria parietina entdeckte ich ebenfalls niemals auskeimende Xanthoriasporen, dagegen fand ich einmal eine dunkle vielzellige mauerähnlich gebaute Spore, wahrscheinlich eine Rhizocarponspore, die einen deutlichen, wenn auch kurzen Keimschlauch aufwies. Diese Spore lag zwischen allerhand Algen und Pilzhyphen auf der feuchten faulenden Oberfläche eines Zaunbalkens, auf welchem mehrere Flechten wohnten. In unmittelbarster Nähe des Fundplatzes waren flechtenbewohnte Bäume und Steine. Weitertragende Schlüsse lassen sich aus diesem vereinzelten Befund nicht ziehen. Die tatsächliche Beteiligung der Flechtenspore an der Thallusbildung ist noch immer eine offene Frage.

C. Der anatomische Aufbau des Flechtenthallus und seine Abhängigkeit vom Substrat.

1. Der Thallusbau im allgemeinen.

Wie wir gesehen haben, ist Mass und Art des Wachstums unserer Flechten wesentlich beeinflusst durch die chemische Beschaffenheit ihres Wohngrundes. Dass auch der anatomische Aufbau des Flechtenkörpers durch die Verschiedenheit der Nährböden modifiziert wird, hat die neuere Flechtenforschung (Fünfstück, Bitter, Bachmann etc.) schon festgestellt. Lang und Friedrich haben für calcisede und silicisede Flechten je einen besonderen Typus des anatomischen Thallusaufbaus nachgewiesen. Die Typen unterscheiden sich insbesondere durch das verschiedene Verhältnis in der Mächtigkeit der oberen Rinden-, der Gonidien- und der Hyphenschicht.

Es war daher für die Zwecke der vorliegenden Arbeit von besonderer Wichtigkeit, den Thallusbau anatomisch zu untersuchen und seine Beziehungen zur Unterlage festzustellen. Von selber ergab sich die Fragestellung, ob ein und dieselbe Spezies auf verschiedenem Substrat gewachsen verschiedenen anatomischen Bau aufweist, und ob die Flechte auch auf relativ geringe Verschiedenheiten des Substrats schon reagiert.

Um dies festzustellen, nahm ich an einer grösseren Zahl von Querschnitten Messungen vor, und als sich tatsächlich bei ein und derselben Flechtenart bemerkenswerte Unterschiede hinsichtlich der Schichtenmächtigkeit ergaben, je nachdem sie auf dem einen oder anderen Substrat gewachsen war, liess ich genaue Substratanalysen anfertigen. —

Was nun den Thallusbau im allgemeinen betrifft, wie er aus Quer- und Flächenschnitten zu erkennen ist, so bestätigt der anatomische Befund zunächst das über die Entwicklung der Gesamtflechtenkruste aus Einzelthalli Gesagte. Die Einzelfelder erscheinen nicht nur in Flächenschnitten, sondern auch in günstig geführten Querschnitten allseitig, also auch seitlich berindet (vergl. Fig. 6), wobei die seitliche Rinde unmittelbar die Fortsetzung der oberen Rinde bildet und unmittelbar in die untere Hyphen- oder Rindenschicht übergeht.



Fig. 6. Schematisch.

Die untersuchten Flechten sind heteromer. Die **Berindung** ist meist schwach; oft ist kaum eine eigentliche Rinde zu unterscheiden. Manchmal, nicht immer, erscheint die Rinde mit einem deutlichen dunkleren Randsaum, am deutlichsten bei Rhizocarpon coniopsoideum No. 121 b unserer Exsikkaten (Amphibolitgrundlage). Die **Gonidienschicht** ist nur in seltenen Fällen eine geschlossene. Eigentlich geschlossen tritt sie nur bei Rhizocarpon coniopsoideum 121 b (Amphibolit) und Rhizocarpon subconcentricum 124 a und 124 b (Granit) auf. Die Gonidien sind meistens in Nestern geschart, manchmal so, dass weite Strecken zwischen den Nestern ganz gonidienlos bleiben. So bei Rhizocarpon subconcentricum 122 a (Sandstein). Dann wieder erscheinen die Algen unregelmässig zerstreut, auch die im übrigen wohl unterscheidbare Hyphenschicht in verirrten Exemplaren noch bewohnend, wie bei Rhizocarpon subconcentricum 123 b (Sandstein). Bei Rhizocarpon coniopsoideum 120 treten sie stellenweise in geraden der Thallusoberfläche parallelen Reihen auf. Wo sie dicht stehen, sind sie meist kleiner, als wo sie verstreut sind; ihre Grösse schwankt innerhalb ziemlich bedeutender Grenzen ($< 4 — > 20\ \mu$). Die geschilderte Mannigfaltigkeit in der Anordnung der Gonidien hat offenbar mit den Substratverschiedenheiten nichts su tun. Ihren Gründen nachzugehen, dürfte schwierig sein und lag ausserhalb der Aufgabe, die ich mir gestellt. (Dagegen scheint die verschiedene Grösse der Einzelgonidien in Beziehung zur Beschaffenheit der Unterlage zu stehen. s. u.)

Bei einzelnen Präparaten umschliessen von unten nach oben mehr oder weniger schief ziehende Hyphenstränge die Gonidiennester, resp. trennen sie die letzteren voneinander. Diese Hyphenstränge scheinen radialstrahlig von einem Punkt auszugehen (vgl. Fig. 7 u. 8). Dieser Punkt könnte vielleicht als der Ausgangspunkt der Entwicklung des ganzen Einzelthallusfeldes angesehen werden, und meine Beobachtung würde ein Analogon bilden zu der von **Friedrich**[1] mitgeteilten, wonach bei Staurothele rugulosa Mass. „die Gonidien linear angeordnet sind und diese Goni-



Fig. 7 und 8. Schematisch.

[1] Friedrich, l. c. p. 8.

dienschnüre alle von einem Punkt strahlenförmig ausgehen, so dass es den Anschein hat, als ob das Wachstum des ganzen Thallus von eben diesem Punkt aus seinen Ursprung genommen habe". Wie aber dieser Entwicklungsprozess näher vorzustellen ist, dazu geben mir die wenigen Präparate, welche mich auf die genannte Anordnung des Thallusbaus schliessen liessen, zu wenig Anhaltspunkte.

Die Hyphenzone bei den von mir untersuchten Krustenflechten ist ein dicht verfilztes Mycel. Rhizinen habe ich bei den hier in Betracht kommenden Spezies nicht gefunden.

2. Das Verhältnis der Schichtenmächtigkeit im Thallusbau.

Von höchstem Interesse ist es nun, die Schichtenmächtigkeit im Thallusbau bei den verschiedenen Substraten zu vergleichen, vor allem das Verhältnis des Gonidienraums und der Hyphenzone. Wegen der ungleichmässigen Verteilung der Gonidien rede ich absichtlich nicht von einer Gonidienschicht, sondern von einem Gonidienraum. Die Herstellung zum Messen geeigneter Querschnitte gelang oft nur schwer, auch wechselt die Stärke besonders des Gonidienraums oft bei dem gleichen Querschnitt in auffallender Weise, so dass es schwierig ist, zu Durchschnittszahlen zu gelangen. Ich verzichte daher auf solche und gebe überall die wirklich gemessenen Verhältnisse an, und dies um so unbedenklicher, als sich zeigen wird, dass auch die extremen Werte brauchbare Resultate für die Beurteilung liefern. Immerhin aber wird man vorsichtig sein müssen, vereinzelte Ermittlungen zu verallgemeinern. Zur Erleichterung der Vergleichung sind im folgenden die Befunde in tabellarischer Form zusammengestellt. Die dabei angegebenen Zahlenwerte bedeuten durchweg μ.

In die Übersichtstabellen sind auch die Grössenangaben für die Einzelgonidien eingefügt, da eben aus ihrer Zusammenstellung hervorgeht, dass nicht nur die Mächtigkeit des Gonidienraums, sondern auch die Grösse der Einzelindividuen im Zusammenhang mit der Substratbeschaffenheit steht.

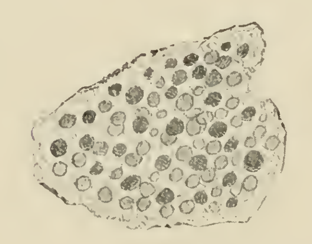
Tabelle I.

a) Schichtenmächtigkeit bei Rhizocarpon coniopsoideum.

Nummer u. Substrat	Rinde (Aussensaum + weisse Hyphen)	Gonidienraum	Hyphenzone	Grösse der Einzelgonidien
120 Gneis . . .	2—5 (selten — 10)	> 150	10—12	gross, 10—15
121 a „ . . .	5—10	120	15	gross
„ . . .	5—10	> 200	20	„
„ . . .	15	170	15	„
497 Amphibolit .	15—20	100	50	mittel (durchschn. < bei 121 a > bei 121 b)
121 b Amphibolit	10—15	40	120	klein, 5—6
„	25	45	100	klein
„	40	60	120	„

Der auffallendste Unterschied zeigt sich zwischen No. 120 und 121a einerseits und No. 121b anderseits. Die beifolgenden Zeichnungen mögen diesen Unterschied noch mehr verdeutlichen.

Bei No. 120 ist die Ausbildung der Gonidienschicht meist so stark, dass der Thallus wie ein allseitig schwach mit Hyphen eingefasster Gonidienkomplex erscheint. Der Thallusquerschnitt von No. 121b zeigt dem gegenüber einen ganz auffallenden Unter-



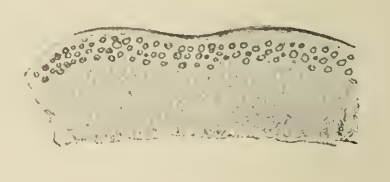


Fig. 9 und 10. Thallusquerschnitte.
No. 120. (Gneis). Vergr. 300 : 1. No. 121 b (Amphibolit). Vergr. 200 : 1.

schied. Der Thallus ist oben derb berindet, die Rinde besteht aus braunen, kurzgliedrigen robusten Hyphen. Darunter folgt eine dünne helle Hyphenschicht, dann der Gonidienraum. Die Gonidien darin sind wesentlich kleiner als bei den gneisbewohnenden Exemplaren, die Gonidienzone selbst ist ziemlich reduziert. Die Hyphenschicht unter der Gonidienzone übertrifft die letztere stark an Mächtigkeit.

Der Thallus von No. 497 hält in seinem anatomischen Aufbau die Mitte zwischen demjenigen von No. 120 und 121a einerseits und dem von No. 121b anderseits, sowohl was die Grösse der Einzelgonidien, als was das Verhältnis der Gonidienzone zur Hyphenschicht, und was die Berindung angeht, sofern die letztere noch einen braunen Aussensaum an der Oberfläche zeigt, aber viel weniger ausgeprägt als 121b.

Tabelle II.

b) Schichtenmächtigkeit bei Rhizocarpon subconcentricum.

Nummer u. Substrat	Rinde	Gonidienraum	Hyphenzone	Grösse der Einzelgonidien.
124b Granit	24	60	16	mittelgross (bis 10)
„	10 + 20	60	15—45	„
„	5 — 10 + 20	40—80	10	„
„	15	60	12	„
124a Granit	20	60	40	mittelgross
„	20	80	155	„
„	30	80	100	„
„	30	60	160	„
„	40	70	> 100	„
123b Sandstein annähernd frei von $CaCO_3$ . .	10	100	0	gross
„ . .	20	65	0	„
„ . .	5—8	75	0	„
„ . .	30	30	75	„
„ . .	8	60	40	„
„ . .	25	50	120	„
123a Sandstein mit wenig $CaCO_3$ . .	40	25	20	wechselnd, meist klein
„ . .	20	70	20	„
„ . .	25	50	25	„
„ . .	25	45	30	„
„ . .	40	45	40	„
„ . .	20	40	30	„
„ . .	20	60	30—100	„
„ . .	30	40	30	„
„ . .	45	50	60	„
„ . .	50	30	50	„
„ . .	20	40	30	„

Nummer u. Substrat	Rinde	Gonidienraum	Hyphenzone	Grösse der Einzelgonidien
122 a Sandstein mit wenig $CaCO_3$ . .	20	80—100	45—50	ziemlich gross
„ . .	25	90	25	„
„ . .	12	50	140	„
„ . .	20	70	120	„
122 b toniger Kalksandstein mit mehr $CaCO_3$	20	60	160—220	mittelgross

Bei No. 124b (Granit) ist die Gonidienschicht geschlossen, aus zahlreichen Individuen bestehend. Bei No. 124a (Granit) haben wir dieselbe strammgeschlossene Gonidienschicht von ungefähr der gleichen Mächtigkeit wie bei 124b, die Hyphen dagegen ungleich stärker entwickelt als dort. — Bei No. 123b (annähernd kalkfreier Sandstein) lässt sich die Gonidien- und die Hyphenschicht oft nicht scharf trennen, es treten verstreute Gonidien oder Gonidienhäufchen auch innerhalb der Hyphenschicht, ja noch am Grunde derselben auf. Die starke Differenz in den Zahlenangaben der Tabelle erklärt sich daraus, dass an manchen Stellen der ganze Hyphenraum noch mit verstreuten Gonidien, wenn auch nicht so zahlreich wie in der eigentlichen Gonidienschicht, besetzt ist, daher eine eigene Hyphenschicht nicht unterschieden wird (Hyphenschicht 0); an anderen Stellen dagegen setzt eine Hyphenschicht vom Gonidienraum ab, enthält aber doch bis zum Grunde noch Gonidien. Die auffallend starke Hyphenschicht (75, ja 120 μ) kann also nicht als reine Hyphenschicht in Anspruch genommen werden. — Bei 123a (schwach kalkhaltiger Sandstein) intermittieren die Algenkomplexe oft auf weite Strecken. — Bei 122a (schwach kalkhaltiger Sandstein) ist die Gonidienschicht ungleich dick, ihre Grenze nach oben und unten eine Art Wellenlinie. Die Gonidien sind ganz unregelmässig verteilt, ohne irgendwie geschlossene Einheiten zu bilden. Die auffallende Differenz in der Stärke der Hyphenschicht bei den verschiedenen Schnitten rührt wohl daher, dass die Schicht bei den Schnitten mit geringer Mächtigkeit der Hyphenzone nicht vollständig vom Substrat abgelöst wurde, so dass die Schnitte mit höheren Zahlen für die Hyphenschicht die typischen Verhältnisse darbieten. — Bei No. 122b (dichter toniger Kalksandstein) haben wir die Hyphenschicht am üppigsten von allen sechs Proben entwickelt.

3. Die für die ungleiche Entwicklung der Schichten massgebenden Substratbestandteile.

Der anatomische Befund zeigt also wesentliche Unterschiede im Thallusbau, und zwar bei Vertretern der gleichen Flechtenart. Wie sind diese Erscheinungen zu deuten?

Lang und Friederich haben aufgezeigt, worauf schon Fünfstück wiederholt hingewiesen hat, dass der Calciumkarbonatgehalt des Substrats die Ausgestaltung des Thallus beeinflusst. Daraus erklärt sich ohne weiteres der verschiedenartige aus Tabelle II ersichtliche Befund, soweit er die auf $CaCO_3$-haltigen Sandsteinen gewachsenen Exemplare von Rhicocarpon subconcentricum betrifft. Substrat 123b ist annähernd vollständig oder vollständig calciumkarbonatfrei, wenn auch nicht von Haus aus, sondern nur durch Auslaugung seines Gehalts an $CaCO_3$ verlustig gegangen. Die Substrate 123a und 122a sind schwach, 122b wesentlich stärker $CaCO_3$-haltig. Bei No. 123b haben wir entweder keine ausgesprochene oder eine bis in die tiefsten Regionen noch mit Gonidien durchsetzte Hyphenschicht, bei 123a und 122a eine deutliche, aber immer noch mässig entwickelte Hyphenzone, deren Mächtigkeit bei 123a derjenigen des Gonidienraums ungefähr gleichkommt, bei 122a ungefähr das Doppelte von jener beträgt; während wir bei 122b einer Hyphenschicht begegnen, welche die vierfache Mächtigkeit der zugehörigen Gonidienzone aufweist.

Soweit liegen die Verhältnisse klar, bieten aber auch keine neue Erkenntnis. Immerhin bestätigen sich Langs und Friederichs Aufstellungen auf das exakteste, und es ist bemerkenswert, dass die Reaktion auf den $CaCO_3$-Gehalt eine ziemlich empfindliche ist; denn der Gehalt an $CaCO_3$ ist bei allen in Rede stehenden Substraten noch ein verhältnismässig geringer und hat z. B. noch nirgends zur Bildung von Ölhyphen oder Ölzellen Anlass gegeben.

Aber auch die nicht $CaCO_3$-haltigen Substrate von Rhizocarpon coniopsoideum (Tabelle I) und die ebenfalls $CaCO_3$-freien Granitsubstrate von Rhizocarpon subconcentricum (Tabelle II) haben auffallende Differenzen im Thallusbau der auf ihnen wohnenden Flechten hervorgerufen. Es kann also der Gehalt des Sub-

strats an $CaCO_3$ nicht in allen Fällen und damit auch nicht allein für den Thallusaufbau massgehend sein.

Bei Rhizocarpon coniopsoideum stehen Gneis- und Amphibolitsubstrate einander gegenüber. Weder Gneis noch Amphibolit enthalten kohlensauren Kalk. Dagegen ist der Gneis ein saures, der Hornblendeschiefer ein ziemlich basisches Gestein. Und da wir gesehen haben, wie die Basizität eines Gesteinsuntergrundes auf das Thalluswachstum von ersichtlich günstigem Einfluss ist, liegt der Gedanke nahe, dass die Basizität der Unterlage es sein werde, die dem Pilze, d. h. derjenigen Komponente des Flechtenkörpers, die auf die Nährstoffe des Untergrundes angewiesen ist, ein stärkeres Wachstum sichert.

Da ferner der Amphibolit, auch wenn er kohlensauren Kalk nicht enthält, doch in seinem Hauptgesteinsbildner, der Hornblende, einen oft sehr kalkreichen Bestandteil besitzt, ist zu erwägen, ob es nicht der Kalkgehalt überhaupt — also nicht bloss der Gehalt an kohlensaurem Kalk — sein dürfte, der für das Hyphenwachstum besonders in Betracht kommt. Auch Friederich hat bei seinen Silikatflechtenuntersuchungen auf Hornblendegesteinen verhältnismässig starke Hyphenschichten angetroffen, ohne allerdings für diesen Umstand eine Deutung zu suchen.

Es liesse sich also vermuten, dass vermehrtes Hyphenwachstum, wo es nicht durch Calciumkarbonat verursacht ist, entweder durch den Gehalt der Unterlage an Kalk oder durch deren Gehalt an basischen Bestandteilen überhaupt bedingt wird.

Vergleichen wir zur Prüfung dieses deduktiven Schlusses die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung! Dass der Gneis bei den verschiedenen Proben von Rhizocarpon coniopsoideum entschieden die ärmste Hyphenzone erzeugt hat, darf wohl ohne weiteres als Stütze für den Satz in Anspruch genommen werden, dass auf sauren Gesteinen die Pilzschicht sich dürftiger entwickelt als auf basischeren. Abgesehen von einer Reihe eigener Beobachtungen, die dies bestätigen, kann ich mich hierfür auch auf Friederichs Untersuchungen berufen, der zwar diesen Erklärungsversuch noch nicht unternommen, aber eine Reihe von Beobachtungen registriert hat, die in unserem Zusammenhang als beweiskräftig beigezogen werden dürfen. Er verzeichnet in seiner mehrfach zitierten Dissertation für Dimelaena Mougeotioides Nyl. auf Gneis

(sauer) einen Gonidienraum von 140 μ, eine Hyphenzone von 105 μ, für Buellia Aethalea Ach. auf Porphyr (sauer) die betreffenden Masse mit 125 bezw. 70 μ, für Callopisma rubellianum Ach. auf Amphibolit (basisch) mit 80 bezw. 160 μ, für Buellia minutula Hepp gleichfalls auf Amphibolit mit 40 bezw. 150 μ. Alle diese Befunde entsprechen den in Tabelle I für Gneis- und Amphibolitexemplare von Rhizocarpon coniopsoideum angeführten.

Die beiden Amphibolitexemplare zeigen nun aber unter sich wieder eine bemerkenswerte Verschiedenheit in der Hyphenstärke der von ihnen ernährten Flechte. Ist nun bei den beiden Substraten 121 b und 497 die Summe der basischen Bestandteile oder der Kalkgehalt ein wesentlich verschiedener, welch letzterer allerdings bei Hornblende und noch mehr bei Hornblendegesteinen in ziemlich weiten Grenzen schwanken kann? Nur die chemische Analyse kann darüber sicheren Aufschluss geben.

Es sei daher hier eine vollständige genaue Gesteinsanalyse für die dreierlei in Betracht kommenden Substrate unserer Flechtenart beigefügt und zugleich aus Tabelle I die Schichtenmächtigkeit der von ihnen getragenen Flechtenkörper wiederholt (und zwar in ihren extremen Werten)!

Tabelle III.

Substratanalysen für Rhizocarpon coniopsoideum.

	Gneis 121a	Amphibolit 497	Amphibolit 121b
Wasser (bei ca. 200°)	0,30 %	0,20 %	0,50 %
Glühverlust (Wasser und organ. Spuren)	0,80	1,35	0,60
Kieselsäure (Spur Titansäure?)	68,50	48,00	45,05
Tonerde	16,50	17,20	16,50
Eisenoxyd	1,90	—	—
Eisenoxydul	—	11,05	12,02
Manganoxyd (Oxydul?) . . .	kaum Spuren		Spuren
Kalk	2,48	10,65	9,85
Magnesia	1,02	8,05	12,05
Natron	3,80	2,50	2,75
Kali	4,10	Spuren	Spuren
Unbestimmtes und Rest . . .	0,60	1,00	0,68
	100,00	100,00	100,00
Rindenschicht	5—10 μ	15—20 μ	10—40 μ
Gonidienschicht	120—200 μ	100 μ	40—60 μ
Hyphenschicht	15—20 μ	50 μ	100—120 μ

Der Flechtenkörper von No. 121 b nähert sich am meisten dem Typus der Kalkflechten, und wirklich zeigt uns die Analyse, dass der Gesamtgehalt seines Substrats an basischen Bestandteilen um 3% höher ist, als derjenige bei No. 497. Trotzdem ist es überraschend, wenn dieser verhältnismässig geringe Unterschied einen so starken Ausschlag im Thallusbau ergeben sollte, wie dies hier der Fall ist; wenn ein Überschuss von 3% in der Gesamtmenge der basischen Mineralteile das Verhältnis zwischen Gonidienschicht und Hyphenschicht (2 : 1) in das gegenteilige (1 : 2) zu verwandeln, also eine im Verhältnis viermal mächtigere Hyphenschicht zu erzeugen vermöchte. Wenn wirklich jene 3% diese Wirkung hervorgebracht hätten, dann müsste bei den weiten Grenzen, innerhalb deren die Summe der basischen Gemengteile bei Silikatgesteinen variiert, die Verschiedenheit im Aufbau der Flechtenkörper eine noch weit grössere sein, als sie es tatsächlich ist. Ich nehme also an, dass die Gesamtmenge des basischen Anteils in der Zusammensetzung der Substrate den verschiedenartigen anatomischen Befund im vorliegenden Fall nur zum Teil befriedigend zu erklären vermag.

Aber auch die Vergleichung des Kalkgehalts der beiden Hornblendegesteine vermag diese befriedigende Erklärung noch nicht zu geben. Denn der Kalkgehalt ist merkwürdigerweise bei beiden Substraten annähernd gleich, ja bei 497, dessen Flechte vom Typus der Kalkflechten weiter entfernt ist, noch um 0,8% grösser als bei 121 b. Also kann im vorliegenden Fall auch der Kalkgehalt für den Thallusbau nicht ausschlaggebend mitgewirkt haben.

Einen auffallenden Unterschied bemerken wir nun aber in den Analysen der Tabelle III bei dem Magnesiagehalt der untersuchten Substrate. Es liegt ohne weiteres nahe, deswegen sogleich den Schluss zu ziehen: also wirkt hier der Magnesiagehalt des Substrats in erster Linie bestimmend auf die anatomische Gestaltung des Flechtenthallus ein, und zwar so, dass ein vermehrter Magnesiagehalt das Hyphenwachstum fördert. So naheliegend dieser Schluss war, habe ich ihn doch nicht ohne weiteres gezogen.

Der einfachste und zugleich sicherste Weg, die Frage zu lösen, wäre die Anfertigung einer grösseren Zahl, etwa einiger Dutzende, von genauen Substratanalysen. Diesen Weg konnte ich schon aus Mangel an weiterem passenden Flechtenmaterial gleicher

Spezies auf qualitativ verschiedener Grundlage nicht einschlagen. Er verbot sich mir auch noch aus anderen Gründen.

Um dennoch zu einer Entscheidung zu gelangen, ging ich von der Erwägung aus: eine Flechte auf einem von basischen Bestandteilen ganz freien Substrat, die also ihre wesentlichen mineralischen Nährstoffe nicht aus diesem ihrem Substrat bezieht, müsste in der Zusammensetzung ihrer Trockensubstanz den Nachweis darüber erbringen, welche Mineralstoffe ihr besonders zusagen, und die Trockenanalyse der Flechtensubstanz überhaupt könnte wertvolle Fingerzeige zur Beantwortung der Frage bieten, welche basischen Bestandteile als die wirksamsten Faktoren das vermehrte Hyphenwachstum zustande bringen.

Das Problem der Ernährung auf reinem Quarz, d. h. auf vollständig steriler Grundlage, gewachsener Flechten beschäftigte mich sowieso. Ich liess daher eine genaue quantitative Trockenanalyse einer auf reinem Quarz gewachsenen Flechtenprobe vornehmen. Das betreffende Flechtenmaterial ist von Prof. Dr. Sauer-Stuttgart bei Viechtach im Bayrischen Walde gesammelt worden und stammt vom sogen. „Pfahl", dem grössten uns bekannten Quarzgang. — Ich gebe im folgenden den in mancher Hinsicht sehr interessanten Bericht des Herrn Dr. Hundeshagen („Dr. Hundeshagen und Dr. Philip, Chemisches Laboratorium Stuttgart") zu der Analyse der Pfahlquarzflechte annähernd wörtlich wieder:

„Zu der . . . quantitativen Analyse der Aschenbestandteile der Flechten diente das durch mechanische Reinigung möglichst von anhaftenden Mineralteilchen befreite, bei 100° C. getrocknete Material der braunen und schwarzbraunen, teils in Krusten aufgewachsenen, teils laubartig frei entwickelten Flechtenvegetationen von denjenigen Teilen der Gesteinsstücke, welche der freien Oberfläche des Quarzfelses angehört hatten, und zwar: von den Krusten ca. 0,43 g, von den frei entfalteten Flechten 0,22 g, zusammen 0,65 g wasserfreier Flechtensubstanz.

In der nachfolgenden Zusammenstellung ist unter „Reinasche" die Gesamtheit derjenigen Mineralstoffe verstanden, welche nach der Veraschung der organischen Substanz bei möglichst gemässigter Glühhitze in Wasser und in kalter ca. 10%iger Salzsäure löslich waren, einschliesslich der nicht in Form von Quarz oder Silikaten vorhandenen amorphen Kieselsäure, soweit diese durch chemische

Trennung bestimmbar war. Unter „Flechtenreinsubstanz“ ist zu verstehen die nach Abzug der mechanisch beigemengten Mineraltrümmer („Gangart“) von der Flechtenrohsubstanz verbleibende aschehaltige wasserfreie Flechtensubstanz.

100 Teile der wasserfreien Flechtenrohsubstanz enthielten:

	Gangart etc.	Reinasche
Krustenartige Flechten	10,9	17,0 Teile
frei gewachsene Flechten	0,9	19,50 „
beide zusammen	9,2	17,85 „

Die „Gangart“ bestand aus fast reinem Quarz mit nur Spuren anderer Mineralien, nämlich schwer zersetzlicher Silikate und Eisenerzstäubchen.

100 Teile der wasserfreien Flechtenreinsubstanz enthielten:

Tabelle IV.

Gesamtasche (Reinsche) 19,66 %

darin:		% der Reinasche
Kalk	2,71	13,8
Magnesia	2,69	13,7
Natron	1,24	6,3
Kali	1,11	5,6
Eisenoxyd und Spur Tonerde . .	3,02	15,3
Manganoxyd	geringe Spur	
Kieselsäure	6,72	34,2
Schwefelsäure	1,14	5,8
Phosphorsäure	0,84	4,3
Chlor	Spuren	Spuren
Unbestimmtes und Rest	0,19	1,0
	19,66	100,0

. . . Bezüglich der Kieselsäure und des Eisenoxyds ist zu bemerken, dass, da eine scharfe Trennung dieser Bestandteile der Reinasche von den betreffenden Bestandteilen der Gangart praktisch nicht ausführbar ist, obige Zahlen vielleicht nicht ganz den wirklichen Verhältnissen entsprechen.

Ferner zeigten sich auf solchen Flächen der Gesteinsstücke, welche Spalten des Quarzfelses begrenzt hatten, dünne, lederige, braunschwarze Flechtenüberzüge (a), hauptsächlich die äusseren Ränder der Sprungflächen einnehmend, sowie von ersteren ziemlich scharf absetzend und mehr die inneren Teile der Flächen bedeckend, mehlige, weissliche Häute von Pilzhyphengewebe (b). Der Befund

der qualitativen Untersuchung der Aschenbestandteile dieser Gewebe entsprach bei a) ungefähr der oben aufgeführten Aschenanalyse; bei b) war aus den Reaktionen auf eine im ganzen ähnliche qualitative Zusammensetzung, jedoch auf einen besonders hohen Gehalt der Asche an Schwefel- und Phosphorsäure und einen beträchtlicheren Gehalt an Kali bei verhältnismässig geringerem Gehalt an Eisenoxyd zu schliessen.

Leider musste bei der Untersuchung der Aschen wegen des äusserst beschränkten Materials von einer Prüfung auf etwa vorhandenes Fluor abgesehen werden. Es ist mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass Fluor im Stoffwechsel der Flechten eine gewisse Rolle spielt."

Eine qualitative Aschenanalyse der Flechtenproben von No. 121a, 121b und 497 „ergab übereinstimmend als Hauptbestandteile der Asche: Kalk, Magnesia, Eisenoxyd, Natron, Kali, Kieselsäure, Schwefelsäure und deutliche Mengen Phosphorsäure".

Nach den Mitteilungen von Dr. Hundeshagen war besonders der Magnesiagehalt neben dem Kalkgehalt der Flechtensubstanz in allen Fällen ein überraschend hoher. Und so gestatten uns diese Analysen der Flechtensubstanz einen wertvollen Rückschluss zur Beurteilung der Verhältnisse bei unseren Amphibolitexemplaren 121b und 497. Kalk und Magnesia sind die wichtigsten Faktoren für das Hyphenwachstum. Der Kalkgehalt beider Amphibolite hat gegenüber dem kalkarmen Gneis bereits einen ziemlich deutlichen Ausschlag gegeben und den morphotischen Charakter des Thallusbaus wesentlich verändert. Unter sich aber unterscheiden sich die Amphibolite durch ihren Magnesiagehalt, und tatsächlich ist es auch dieser, der das Hyphenwachstum bei No. 121b über das Mass desjenigen bei 497 hinaus gefördert hat. Dazu kommt noch bei 121b ein Plus von Eisenoxyd und das Überwiegen der basischen Bestandteile überhaupt, und wir haben für die anatomische Verschiedenheit der beiden Flechtenproben den zureichenden Grund gefunden.

Bei den gneisbewohnenden Exemplaren ist noch bemerkenswert, dass die Hyphenschicht so überaus gering bleibt trotz des in der Analyse aufgezeigten hohen Alkaligehalts des Gneises. Da auch die Trockenanalysen der Flechtensubstanz allgemein einen verhältnismässig geringen Prozentsatz an Alkalien ergeben, so

scheinen also die letzteren auf das Hyphenwachstum einen besonders fördernden Einfluss nicht auszuüben.

4. Die Beeinflussung des Flechtenbaus durch fremde Mineralbestandteile.

Die quantitative Aschenanalyse in Tabelle IV lehrt uns aber nicht nur, was dem Geschmack der Flechten zusagt. Sie lehrt uns auch, dass die Flechten zum Bezug ihrer mineralischen Nährstoffe nicht auf ihr Substrat allein angewiesen sind, da jene Quarzflechten nicht weniger als $\frac{2}{3}$ der prozentualen Menge ihrer Mineralsubstanz unmöglich aus ihrem Substrat ziehen konnten. Zehn Elemente macht die Analyse namhaft, welche die Flechten „von auswärts“ bezogen haben müssen (Ca, Mg, Na, Ka, Fe, Al, Mn, S, P, Cl).

Somit kann auch der anatomische Aufbau des Thallus nicht allein von der Beschaffenheit des Substrats abhängig sein, sondern eventuell auch von auswärtiger Zufuhr mineralischer Nährstoffe. Und damit erklären sich sicherlich so manche Anomalien, welche da und dort einmal im Bau des Flechtenkörpers den erwarteten typischen Befund vermissen lassen. Wäre die Flechte allein auf die Mineralsubstanz ihrer Wohnungsgrundlage angewiesen, und wäre jene Zufuhr mineralischer Nährstoffe von aussen her nicht auch von Einfluss auf den Bau des Flechtenkörpers, so würde der Thallusbau der Flechten geradezu als ein Hilfsmittel der petrographischen Untersuchung für die Frage nach der Basizität des Substrats, insbesondere für dessen Gehalt an Kalk und Magnesia benützt werden können. So aber, wie die Verhältnisse tatsächlich liegen, lässt sich nur sagen: Die chemische Beschaffenheit des Gesteinsuntergrundes beeinflusst sicher den Thallusbau der auf ihm wohnenden Flechten, der Thallusbau epilithischer Flechten aber lässt nicht immer einen sicheren Rückschluss auf die chemische Beschaffenheit des Gesteinsuntergrundes zu.

Ein Beispiel hierfür bieten uns unsere beiden Flechtenproben von Rhizocarpon subconcentricum auf Granit 124a und 124b. Da diese Flechtenexemplare ebenfalls einen bemerkenswerten Unterschied der Schichtenmächtigkeit aufweisen, war auch hier die Substratanalyse angezeigt.

Tabelle V.

Substratanalysen für Rhizocarpon subconcentricum.

	Granit 124a	Granit 124b
Tonerde	12,48 %	7,78 %
Eisenoxyd	2,08	1,56
Kalk	0,33	2,68
Magnesia	0,30	0,47
Natron	3,88	2,08
Kali	2,66	0,40
Kieselsäure und Rest	78,27	85,03

Die Schichtenmessung hatte als extreme Werte ergeben:

Rinde	29—40 μ	15—35 μ
Gonidien	60—80 μ	40—80 μ
Hyphen	100—160 μ	15—45 μ

Bei den Analysen der Tabelle V wurden nur die basischen Bestandteile direkt ermittelt, aus der Differenz ergibt sich dann der ungefähre Gehalt an Kieselsäure.

Die Flechte 124a hat die stärker entwickelte Hyphenschicht und das basischere Substrat. Die Summe der Basen übersteigt hier diejenige des anderen Granitsubstrats um $6\frac{3}{4}$%. Der Alkaligehalt ist um 4%, der Eisenoxydgehalt um $\frac{1}{2}$% höher als bei 124b, der Gehalt an Magnesia so ziemlich gleich, der Kalkgehalt dagegen um $2\frac{1}{3}$% niederer.

Hier könnte es nun zunächst scheinen, als ob die Alkalien ausschlaggebend gewirkt, und als ob der Kalkfaktor versagt hätte, da gerade der letztere bei 124a (stärkere Hyphen) fehlte, bei 124b (schwächere Hyphen) gegeben war. Allein es ist zu bedenken, dass der Kalkgehalt von Substrat 124b an sich ein sehr mässiger ist und somit vielleicht noch nicht imstande, gegenüber von einem Unterschied von fast 7% in der Basizität überhaupt ausgleichend zu wirken. Dann aber wurde in der Analyse der Trockensubstanz von 124a „ein bedeutender Gehalt an Kalk und Spuren von Magnesia" nachgewiesen, ausserdem Spuren von $CaCO_3$ in oberflächlichen Rissen der Gesteinsunterlage, letzteres nicht bei 124b. Auch waren die zur Analyse zur Verfügung stehenden Gesteinsproben von 124a und 124b so klein, dass sie möglicherweise die Durchschnittsanalyse der Gesteine, von denen sie stammten, nicht genau wiedergeben konnten.

Die Flechte 124a hat also, wie die Trockensubstanzanalyse lehrt, doch Kalk zur Verfügung gehabt, und eben der Kalk und nicht etwa das Überwiegen der Alkalien hat ihr Hyphenwachstum gefördert. Es wäre denkbar, dass die Flechte den Kalk ihrem Substrat entnommen und schliesslich völlig entzogen hat, weshalb der Kalkgehalt in der Flechtenasche auftritt und nicht mehr in den Substratteilen, die unmittelbar unter der Flechte lagen. Dies ist um so eher möglich, als wir in dem Thallus der Flechte 124a eine senile Form zu vermuten Ursache hatten (cf. p. 10).

Eine andere ebenso natürliche und wohl wahrscheinlichere Erklärung des Kalkgehalts der Flechtenasche und damit des verstärkten Hyphenwachstums ist die, dass der Kalk der Flechte von aussen zugeführt wurde, und zwar in Form von kohlensaurem Kalk. Das Vorhandensein von solchem in Oberflächenspalten des Steines würde dann in organischem Znsammenhang mit dem Wachstum unseres Flechtenthallus stehen.

Ob wir die eine oder die andere Erklärung annehmen wollen: in jedem Fall dient auch die Vergleichung des Thallusaufbaus von 124a und 124b nur zur Bestätigung der oben entwickelten Grundauffassung.

5. Die Bedeutung der ungleichen Schichtenentwicklung für das Leben der Flechte.

Wo bei der Verschiedenheit der Schichtenentwicklung die Gonidienzone relativ schwächer, die Hyphenschicht relativ stärker war, habe ich absichtlich nur von einem stärkeren Hyphenwachstum geredet — im Gegensatz zu Friederich[1], der von der „stärkeren Entwicklung der Gonidienschicht“ spricht, oder sagt, „dass calciumkarbonatfreier Porphyr einen ganz besonders fördernden Einfluss auf die Entwicklung der Gonidienschicht ausübt“, und noch in seinen Schlussergebnissen anführt: „Die chemische Zusammensetzung des Substrats ist nicht allein von Einfluss auf den Chemismus der Hyphen, sondern auch auf die Entwicklung der Gonidien“. Diese Ausdrucksweise ist meiner Überzeugung nach nur insoweit richtig, als tatsächlich die Gonidienschicht, wo nicht absolut, so doch relativ an Mächtigkeit zunimmt bei zunehmendem

[1] Friederich, l. c. p. 22, 23, 31.

Kieselsäuregehalt des Substrats. Unrichtig aber wäre es, dem Substrat einen direkten Einfluss auf das Gonidienwachstum zuzuschreiben. Vom Substrat abhängig ist das Wachstum des Pilzes und erst durch dieses wird wieder das Gonidienwachstum modifiziert.

Das Zusammenleben von Pilz und Alge ist keine so durchaus friedliche Ehe. Es ist wohl eine gegenseitige Unterstützung, aber zugleich doch auch eine gegenseitige Konkurrenz. Im allgemeinen ist der Pilz der stärkere Teil. Je stärker er im Wachstum durch das Substrat gefördert wird, um so mehr engt er die Alge ein und gestattet ihr nur insoweit überhaupt mit ihm zu leben, als er sie notwendig braucht. Lebt aber der Pilz unter erschwerenden Bedingungen, und ist er im Wachstum gehemmt, so gewinnt die Alge Raum, geradezu auf Kosten des Pilzes, den sie dann ihrerseits stärker in Anspruch nimmt oder ausbeutet. Daher kommt auch die durchweg zu beobachtende Erscheinung, dass auf saurerer Unterlage nicht nur der Gonidienraum verhältnismässig grösser ist, sondern auch die einzelnen Algenindividuen sich grösser und wohlgenährter zeigen und ein behäbigeres Dasein führen. Je mehr dagegen auf basischer Grundlage der Pilz gedeiht, desto kleiner und dürftiger werden auch die Einzelgonidien.

Das Zunehmen der Gonidienschicht und das Wachsen der Einzeldonidien auf saurem Substrat kommt übrigens doch auch wieder dem Pilz selber zu statten (nicht dagegen umgekehrt der Alge das vermehrte Pilzwachstum); denn auf saurem Substrat hat der Pilz mit der Zersetzung der chemisch so widerstandsfähigen Kieselsäure gegenüber der Lösung der basischen Verbindungen eines weniger sauren Gesteins eine ungleich vermehrte Arbeit zu leisten. Um sie zu leisten, ist eine vermehrte Energie erforderlich, und eben diese liefern die zahlreicheren oder kräftigeren Gonidien, indem sie die Energie des Sonnenlichts in chemische Arbeitsleistung umsetzen. Je leichtere Arbeit aber der Pilz hat, um so eher kann er diese Kraftquelle entbehren, desto geringeren Raum und desto geringere Entwicklung wird er der auf seine Kosten lebenden Alge gestatten.

Mit diesen Verhältnissen hängt weiter zusammen, dass je weniger basisch die Unterlage ist, die Flechte desto mehr ihre Algen dem Licht entgegentragen muss, damit sie assimilieren können.

Daher sind die Kieselflechten genötigt, ihren Thallus epilithisch und nicht wie die Kalkflechten endolithisch zu entwickeln.

6. Die Bedeutung der Silikatflechten im Haushalt der Natur.

Auf ganz saurem Substrat ist die epilithische Thallusentwicklung auch deswegen nötig, weil hier die Flechte zum Bezug ihrer mineralischen Nährstoffe auf Zufuhr von aussen her angewiesen ist.

Wenn aber Flechten ihre mineralischen Nährstoffe nicht allein ihrem Substrat entnehmen, ja in manchen Fällen fast ihren ganzen Bedarf an solchen von anderswoher beziehen müssen: woher beziehen sie dann diese Stoffe? Die Frage ist unschwer zu beantworten. Manchmal wird fliessendes Wasser mit gelösten mineralischen Bestandteilen die Bezugsquelle sein. So hat zweifellos der auf einem Geröllstück wachsenden Flechte 124a fliessendes Wasser kohlensauren Kalk geliefert und die Haarspalten der Unterlage damit inkrustiert. In den meisten Fällen aber und in erster Linie müssen es die in Form von Staub in der Atmosphäre allenthalben verbreiteten feinen Mineralpartikelchen sein, welche die Flechten in den Stand setzen, völlig sterile Substrate zu bewohnen. Diese Staubteilchen stehen überall zur Verfügung: auf den entlegensten Inseln des Ozeans, auf den höchsten Höhen der Gebirge. Tausende von Meilen weit trägt sie der Wind von dannen, Regen und Schnee legen sie nieder. Der Vulkanstaub der Krakataueruption 1883 hat monatelang den ganzen Erdball umkreist. Der Lössboden Chinas ist Wüstenstaub aus der Gobi, vom Winde vertragen.

Die Zufuhr von Nährstoffen durch die Luft erklärt uns auch z. B. die Harmlosigkeit der Rindenflechten, die von ihrem Substrat nichts als eine Wohnstätte ansprechen. Man kennt selbst Flechten auf Koniferennadeln, die ihr Substrat ganz intakt gelassen haben.

Eine besondere Bedeutung aber gewinnt dieser Umstand bei den Silikatflechten. Der eigenartige Chemismus der Flechtenhyphen befähigt diese, sich auf reinem Quarz gleichsam festzufressen. Ist dies einmal geschehen, so sind sie imstande, rein mechanisch Feuchtigkeit und Staubteilchen, die sonst beide nicht auf der Quarzoberfläche haften würden, festzuhalten. So schaffen sie sich selbst die Bedingungen des Weitervegetierens, und im Weiterwachsen werden sie befähigt, immer mehr von jenen staubfeinen Mineralteilchen, die durch die bewegte Luft oder die atmosphärischen

Niederschläge ihnen zugeführt werden, mechanisch festzuhalten und in ihrem Körper chemisch zu binden. Die mit organischen Nährstoffen angereicherte Flechtensubstanz wird dann im Absterben höheren Pflanzen zur Nahrung und sorgt so für die Humifizierung der Gesteinsoberfläche, indem sie nicht nur das widerstandsfähigste Gestein zersetzt, sondern auch die sterilsten Flächen mit auswärts bezogenen Nährstoffen anreichert und so eine natürliche Düngung bewirkt (wie denn die Trockenanalyse nachweist, dass die Flechtenasche überhaupt ein vorzügliches Düngemittel abgeben würde).

Die Quarzsubstanz führen die Flechten in amorphe Kieselsäure über und bringen sie dadurch in den Kreislauf der chemischen Umsetzungen und des organischen Lebens. Den Kalk, die Magnesia und andere wichtige Pflanzennährstoffe bringen sie zum erstenmal in diesen Kreislauf herein, indem sie sie da holen, wo andere Pflanzen sie nicht aufnehmen können: direkt aus den Silikaten, der Heimat aller jener Stoffe. Siedeln sich die Flechten ja doch auf unzersetztem, frischem Urgestein an, was kein anderer Organismus vermöchte! Und so sind diese unscheinbaren Kinder der Flora tätig und geschäftig im Dienste der geheimnisvollen Kraft, die auch das Unbelebte in den Kreis des Lebens zieht, dass es selber Leben schaffen und Leben werden muss. — Man muss sich die Bedeutung dieser Tatsachen klar machen, und man wird dem Satze beipflichten: Auf gänzlich unfruchtbarem Grund kann ohne Mithilfe der Flechten kein höheres pflanzliches und damit überhaupt kein höheres organisches Leben sich entwickeln. Sie sind die Vorkämpfer gewesen, wo das organische Leben der Welt des unbelebten Stoffes Boden abgewonnen hat.

D. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Fassen wir zum Schluss unsere Hauptergebnisse noch einmal kurz zusammen, so lassen sie sich ungefähr in folgenden Sätzen ausdrücken:

Ein volles Verständnis für den Flechtenbau lässt sich nur gewinnen auf Grund eingehender Kenntnis der petrographischen Beschaffenheit des Substrats. Die letzten Aufschlüsse muss die chemische Substratanalyse, eventuell unter Zuhilfenahme der Flechtenaschenanalyse liefern.

Sowohl Thallusentwicklung als Thallusbau sind abhängig von der chemischen Beschaffenheit des Substrats.

Bei geschichteten Gesteinen scheinen die Flechten in erster Linie solche Flächen zur Besiedelung zu wählen, die quer zur Schichtung verlaufen.

Verwitterte Flächen werden oft von ihnen verschmäht und dagegen ganz frische Oberflächenteile der Gesteine in Angriff genommen.

Der Gesamtthallus der untersuchten Krustenflechten zerfällt in einzelne Felder. Jedes dieser einzelnen Krustenfelder ist ursprünglich ein selbständiger Thallus. Diese Einzelthalli können mit der Zeit zu grösseren Feldern verwachsen. Wo scharfe Trennung der Einzelfelder fehlt, hat man es mit einem vorgerückteren Altersstadium der Flechte zu tun.

Von einer einmal entstandenen Gesamtkruste aus greift der Thallus mit Hilfe präkurrierender Hyphen weiter um sich. Diese führen zunächst zur Bildung eines undifferenzierten Thallusrasens (Vorlagers), aus welchem sich später die ausgebildeten Einzelthalli erheben, die in dem Masse, wie sie sich mehren und wachsen, zu einer geschlossenen Kruste zusammentreten.

Die Flechtenhyphen korrodieren den Quarz.

Gesteine, die aus verschiedenartigen Gemengteilen bestehen, werden zunächst ungleichmässig von den Flechten besiedelt.

Der Grund für dieses Verhalten der Flechten liegt nicht in der physikalischen oder strukturellen Verschiedenheit der verschiedenen Gesteinsgemengteile, sondern in ihrer chemischen Besonderheit.

Die basischen Bestandteile werden zuerst von den Flechten in Angriff genommen und früher von ihnen bewältigt, als die sauren. Insbesondere bleiben Quarzteile längere Zeit nackt.

Ob bei der Thallusneubildung und Thallusausbreitung Flechtensporen beteiligt sind, bleibt eine offene Frage. Reife Flechtensporen lassen sich in grösserer Menge beobachten, nicht aber auskeimende oder ausgekeimte Sporen.

Die anatomische Ausgestaltung des Thallus wird in der Weise durch die chemische Beschaffenheit des Substrats modifiziert, dass die Hyphenschicht verhältnismässig stärker wird in dem Masse wie die Summe der basischen Bestandteile des Substrats, insbesondere

der Gehalt an Kalk (nicht bloss an kohlensaurem Kalk) und an Magnesia zunimmt.

Die Einzelgonidien der Flechte sind um so grösser, je saurer das Substrat, je dürftiger der Pilz entwickelt ist.

Die ungleiche Ausbildung der Schichtenmächtigkeit im Thallusbau ist vom Wachstum des Pilzes abhängig. Je nachdem der Pilz stärker oder schwächer wird, wird die Alge schwächer oder stärker.

Die Flechten sind zum Bezug ihrer mineralischen Nährstoffe nicht allein auf ihr Substrat angewiesen. Deswegen kann ihr anatomischer Aufbau auch nicht allein durch die Beschaffenheit des Substrats bedingt sein.

So beeinflusst zwar die Beschaffenheit des Gesteinsgrundes stets den Aufbau des Flechtenkörpers, umgekehrt lässt aber der Flechtenbau nicht immer einen sicheren Rückschluss auf die Beschaffenheit des Substrats zu.

Infolge der eigenartigen Beziehungen zu ihrem Substrat sind die Flechten in erster Linie berufen, die Erschliessung der unorganischen Welt für das organische Leben einzuleiten.



Fig. 1.

Fig. 2.

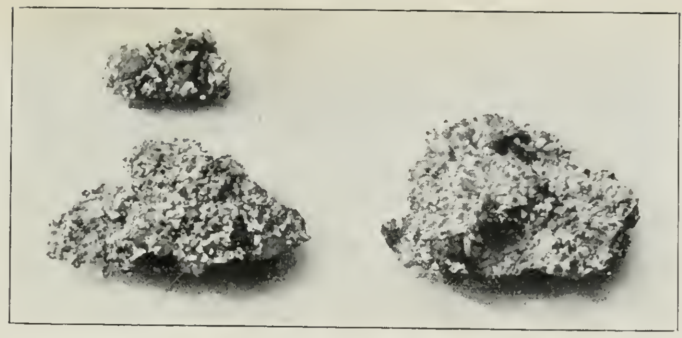


Fig. 3.

Fig. 1—3: s. S. 421.

Fig. 4.

Fig. 4 Rechts die ältere, links die jüngere Kruste. Vergr. 3 : 2 s. S. 428.

